R 260
(1ex.)

MÉMOIRES
DU
MUSÉUM NATIONAL
D'HISTOIRE NATURELLE

NOUVELLE SÉRIE

Série A, Zoologie

TOME XLII

FASCICULE UNIQUE

A. ROUSSET

MORPHOLOGIE CÉPHALIQUE DES LARVES DE PLANIPENNES
(Insectes Névroptéroïdes)

PARIS
ÉDITIONS DU MUSÉUM
38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire (V^e^)

1966

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NAT.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

MÉMOIRES
DU
MUSÉUM NATIONAL
D'HISTOIRE NATURELLE

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

MÉMOIRES
DU
MUSÉUM NATIONAL
D'HISTOIRE NATURELLE

Série A, Zoologie

TOME XLII

PARIS
ÉDITIONS DU MUSÉUM
38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire (V^e^)

1966

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

TABLE DES MATIÈRES

Fascicule unique

A. Rousset. Morphologie céphalique des larves de Planipennes (Insectes Névroptéroïdes) 1-200

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

R 760

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
Série A, Zoologie. Tome XLII. — 1966

MORPHOLOGIE CÉPHALIQUE DES LARVES DE PLANIPENNES
(Insectes Névroptéroïdes)

par
André ROUSSET

SOMMAIRE

Introduction 2

Première partie : **Descriptions** 7

Chapitre I. — La larve de *Coniopteryx pygmaea* End. 8
Chapitre II. — La larve de *Semidalis aleurodiformis* (Stephens)... 34
Chapitre III. — La larve de *Conwentzia psociformis* (Curt.) 53
Chapitre IV. — La larve d'*Aleuropteryx loewi* Klap. 71
Chapitre V. — La larve de *Chrysopa* 93

Deuxième partie : **Discussion et interprétations** 119

Chapitre I. — La capsule céphalique. — Les aires et les sutures. — Le squelette interne 122
Chapitre II. — Le système nerveux 139
Chapitre III. — L'antenne 149
Chapitre IV. — La mandibule 151
Chapitre V. — Le système glandulaire mandibulo-maxillaire ... 152
Chapitre VI. — La maxille 154
Chapitre VII. — Le labium 165

Conclusions et résumé 173
Conclusions and abstract 176
Tableaux 181
Planches 189
Auteurs cités 191
Table des matières 195

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

INTRODUCTION

Notre attention fut attirée, au début de nos recherches, sur les larves de Conioptérygidés par GENAY (1953) qui a signalé la présence d'une lacinia et d'une galéa à la maxille, fait assez extraordinaire chez une larve de Planipenne. Une étude préliminaire (1956) nous a montré, d'une part, que la structure de la maxille des larves de Conioptérygidés est bien semblable à celle de la maxille des autres larves de Planipennes et, d'autre part, que le stylet ne se compose pas uniquement d'un lobe, comme il était alors admis ; la capsule céphalique elle-même est particulière : le clypéo-labre, libre distalement et recouvrant les stylets, s'incorpore au crâne, vers l'arrière ; le labium présente une formation sclérifiée interne énigmatique donnant attache à de nombreux muscles. Une comparaison avec les autres larves de Planipennes était donc souhaitable. Malheureusement, la morphologie céphalique de ces larves est peu connue : nous ne disposons que des études de MEINERT (1890) et de KORN (1943) sur *Myrmeleon*, de WUNDT (1961) sur *Osmylus*. Des observations faites sur coupes sériées nous laissent supposer que la larve *Sisyra* ne serait probablement pas d'un grand secours en anatomie comparée car la spécialisation de son mode de vie (elle vit dans les canaux de l'éponge d'eau douce, *Spongilla fluviatilis*) a entraîné des modifications importantes ; par contre, l'étude de la larve de *Chrysopa* s'est révélée très instructive. Bien d'autres types larvaires restent à étudier ; en particulier, il serait intéressant de connaître l'anatomie des larves d'Ithonidés qui, selon les auteurs, présenteraient des caractères primitifs.

Le but de cette étude étant de comprendre la morphologie céphalique des larves de Planipennes et, plus particulièrement, de chercher la valeur morphologique du stylet maxillaire, notre effort a surtout porté sur l'étude du squelette, de la musculature et du système nerveux. Les systèmes glandulaires et neurendocrines, la trachéation sont seulement mis en place dans le contexte architectural, sans recherches histologiques particulières.

Avant d'aborder l'exposé de nos travaux, il nous est un devoir agréable d'exprimer notre vive gratitude :

A M. le Professeur DENIS qui a su avec bienveillance guider nos premiers pas d'entomologiste, nous inspirer le goût des recherches et le souci des observations précises, nous insuffler, par de nombreux entretiens, l'esprit critique nécessaire aux études de morphologie.

A M. le Professeur VACHON qui a bien voulu accepter d'être notre parrain au Centre national de la Recherche scientifique ; ses encouragements et ses conseils nous furent très précieux. Nous lui sommes particulièrement reconnaissant de nous avoir largement ouvert l'hospitalité des Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle.

A M. le Professeur NOIROT qui a toujours considéré avec intérêt notre travail et nous a permis de poursuivre nos recherches dans son laboratoire.

Source : MNHN, Paris

A M. Bitsch qui nous initia aux techniques histologiques, aux procédés graphiques de reconstitution et nous aida de ses conseils et de ses remarques.

Enfin, à tous ceux qui nous ont apporté leur aide et facilité notre travail.

Matériel — Techniques — Terminologie

Les Conioptérygidés sont les plus petits des Planipennes ; leur envergure n'atteint pas le centimètre. Ils sont caractérisés par la réduction de la nervulation et par la cire qui recouvre leur corps et leurs ailes d'une pruine grise ou blanchâtre. Longues de quelques millimètres, les larves passent facilement inaperçues ; elles sont assez agiles et se déplacent sur les feuilles à la recherche de leurs proies. Les larves des espèces suivantes ont été étudiées (les déterminations ont été faites par élevages) :

Famille : **Coniopterygidae**

Sous-famille : Coniopteryginae.
Tribu : Coniopterygini.
Coniopteryx pygmaea Enderlein 1906.
Semidalis aleurodiformis (Stephens 1836).
Tribu : Conwentziini.
Conwentzia psociformis (Curtis 1834).
Sous-famille : Aleuropteryginae.
Tribu : Aleuropterygini.
Aleuropteryx loewi Klapalek 1894.

L'identification de la larve de *Chrysopa* (famille : **Chrysopidae**) nous pose des problèmes qui seront discutés lors de la description de cette larve.

Les descriptions données sont faites d'après des reconstitutions de coupes sériées, combinées à des observations d'insectes montés en préparation microscopique et de dissections (les animaux ont été éclaircis par action de la potasse et colorés à l'éosine ou au Noir Chlorazol). Le mélange fixateur de Dubosq-Brasil nous a donné de bons résultats ; l'inclusion mixte, celloïdine-paraffine, s'est révélée utile en raison de la présence des stylets assez indurés. Les coupes, d'une épaisseur de 5 à 7 µ, ont été colorées par la méthode trichromique de Prenant.

La même terminologie a été employée dans les cinq descriptions. Nous avons usé des notations de Snodgrass (1935) lorsque l'homologie était évidente ; dans le cas contraire, nous avons rejeté la méthode de numérotation des muscles et l'usage de termes faisant appel à la fonction pour employer des termes indiquant les attaches musculaires (origine et insertion). Les abréviations ont été choisies les plus courtes possibles mais suffisamment explicites afin d'éviter un report constant et fastidieux à l'index (les notations des auteurs sont conservées sur les figures qui leur sont empruntées).

Source : MNHN, Paris

Abréviations et symboles

Tableaux : le signe + indique la présence,
le signe 0 indique l'absence.

Les symboles des figures sont les suivants :

Attaches musculaires

ventrale visible.....
ventrale cachée .....
dorsale visible.....
dorsale cachée .....
tentoriale visible .....
tentoriale cachée .....
en dehors du dessin .....

Terminaisons nerveuses (fig. 77 à 80)

sensorielle.....
motrice .....
sensorielle (stylet) .....

Dans le texte, l'abréviation : *s.l.* signifie : *sensu lato.*

Les abréviations communes au texte et aux figures sont :

a'	articulation postérieure de la mandibule.
a''	articulation maxillaire.
abMd	muscle abducteur mandibulaire.
abMda	muscle abducteur mandibulaire antérieur
adAnt	muscle antéro-dorsal antennaire.
adMd	muscle adducteur mandibulaire.
anMdMx	anastomose mandibulo-maxillaire.
Ant	antenne.
avAnt	muscle antéro-ventral antennaire.
b 1-5	muscles de la baguette sclérifiée labiale.
bag	baguette sclérifiée labiale.
bpoc	bourrelet postoccipital.
c	articulation antérieure de la mandibule.
caal	canal alimentaire (entre les stylets, mandibulaire et maxillaire).
call	corps allates.
casty	canal interne du stylet maxillaire.
cb	cibarium.
cc	corps cardiaques.
cerv	cerveau.
cldv	cloison dorso-ventrale.
Clp	clypéus.
coMdMx	coaptation mandibulo-maxillaire.
cplr	muscle compresseur du labre
cr	cruras.
cragl	muscle crânio-glandulaire.
crast	muscle crânio-stipital.
crasty	muscle crânien du stylet (maxillaire).
csoe	corps sous-oesophagien.
CT	corps tentorial.
cvMd	cavité de la mandibule.

Source : MNHN, Paris

cvMx cavité de la maxille.

ddph muscle dilatateur dorsal du pharynx.
ddphp muscle dilatateur dorsal du pharynx postcérébral.
dicb muscle dilatateur du cibarium.
dplp muscle dépresseur du palpe (labial).
DT bras dorsal du tentorium (supratentorium).
dta impression tégumentaire du bras dorsal du tentorium.
DTMd muscle tentorio-mandibulaire.
dvc muscle dilatateur ventral du cibarium.
dvph muscle dilatateur ventral du pharynx.

Ephy épipharynx.

ge géna.
GF ganglion frontal.
ggMd renflement du nerf mandibulaire (ganglion ?).
ghyp ganglion hypocérébral.
goMd gouttière mandibulaire.
goMx gouttière maxillaire.

3K commissure sous-oesophagienne (dite « tritocérébrale »).

lamsty lame dorsale du stylet maxillaire.
lang languette (labio-hypopharyngienne).
lecd ligne ecdysiale.
lgm ligament transverse (à la limite maxillo-labiale).
Lm labre.
lplp muscle élévateur du palpe (labial).

Md mandibule.
mlrp muscle labral postérieur.
msoc masse sous-oesophagienne.
MT métatentorium (ou tentorium postérieur).
mta métatentorinas.
MTsty muscle métatentorial du stylet maxillaire.

nall nerf allate.
nAnt nerf antennaire.
nc nerf connectif *(nervus connectivus)*.
ncst nerf cardio-stomatogastrique.
nFteg nerf tégumentaire issu du système du ganglion frontal.
njug(a-p) nerf jugulaire (antérieur et postérieur).
nLb nerf labial.
nLm nerf labral.
nLms 1-5 nerf sensoriel issu du nerf labral (rameaux 1 à 5).
nLmvl rameau du nerf labral se terminant contre le velum.
nlo nerf des muscles longitudinaux ventraux.
nMd nerf mandibulaire.
nMdteg rameau du nerf mandibulaire.
nMx nerf maxillaire.
nMxall nerf maxillaire allant aux corps allates.
noe nerf oesophagien.
nopl nerf optique.
npc(inl-ext) nerf paracardiaque (interne et externe).
npcr nerf procurrent.
nrec nerf récurrent.
nteg nerf tégumentaire issu du cerveau.
ntegy nerf destiné au bras oral.
ntrMx nerf maxillaire longeant la trachée (= nMxall ?).

ochEphy organe chordotonal épipharyngien.
ochLb organe chordotonal labial.
oEphy organe épipharyngien.
oHphy organe hypopharyngien.
om ommatidies.

palHphy processus antéro-latéral hypopharyngien.
pdAnt muscle postéro-dorsal antennaire.
PLb postlabium.
Plg palpiger.

Source : MNHN, Paris

PlpLb	palpe (labial).
PrLb	prélabium.
prmtd	muscle prémental dorsal.
prmtTa	muscle prémento-tentorial antérieur.
prmtTp	muscle prémento-tentorial postérieur.
PT	prétentorium (ou tentorium antérieur).
pta	prétentorinas.
PTcd	muscle prétentorial cardinal.
pTp	processus tentorial postérieur.
pTpa	impression tégumentaire du processus tentorial postérieur.
PTsl	muscle prétentorial stipital.
PTsta	muscle prétentorial stipital antérieur.
PTsty	muscle prétentorial du stylet (maxillaire).
pvAnl	muscle postéro-ventral antennaire.
rao	muscle rétracteur de l'angle oral.
RGF	racine du ganglion frontal.
S	sole.
2s	muscle ventral du salivarium.
sand	muscle semi-annulaire dorsal.
sanv	muscle semi-annulaire ventral.
sclcd	sclérite cardinal.
sclEphy(d-p)	sclérite épipharyngien (distal et proximal).
sclHphy	sclérite hypopharyngien.
scllal	sclérite latéral (labial).
scloc	sclérite occipital.
sClpge	suture clypéo-génale.
sclsl	sclérite stipital.
sep	suture épistomienne.
slb	muscle suspenseur latéral de la bouche.
slv	salivarium.
SPLb	soles postlabiales.
SPrLb	soles prélabiales.
ss	sensilles.
SsAnl	soles supra-antennaires.
stsly	muscle stipital du stylet (maxillaire).
slyd	muscle distal du stylet (maxillaire).
slyMd	stylet mandibulaire.
slyMx	stylet maxillaire.
slyp	muscle proximal du stylet (maxillaire).
SVx	soles du vertex.
TD	tube digestif.
TFLm	tronc nerveux fronto-labral.
vgl	vestiges de glandes labiales (ou du canal de ces glandes).
vl	velum.
y	bras oral hypopharyngien.

Source : MNHN, Paris

PREMIÈRE PARTIE

DESCRIPTIONS

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE PREMIER

LA LARVE DE CONIOPTERYX PYGMAEA End.

La larve de *Coniopteryx pygmaea* End. au troisième et dernier stade (fig. 1) mesure environ 1,6 mm de longueur et 1 mm de largeur. Les pattes sont assez grandes et l'animal est agile. La coloration générale du corps est rougeâtre et le contenu du tube digestif, que l'on voit par transparence, forme dorsalement une tache brune allongée. La larve se rencontre fréquemment dans les taillis de charme et de chêne ainsi que dans les bois de pins, vers le mois de mai (première génération) ou au mois d'août (deuxième génération).

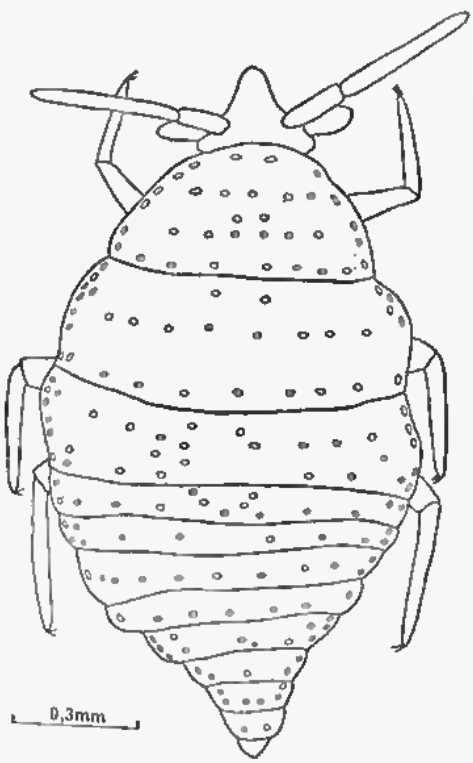


FIG. 1. — *Coniopteryx pygmaea*. Vue dorsale de la larve. Seules les insertions des soies du corps sont représentées.

Source : MNHN, Paris

A. — LA CAPSULE CÉPHALIQUE
(fig. 2 à 6)

1) LES AIRES ET LES SUTURES

La tête de la larve de *Coniopteryx* est globuleuse mais toutefois un peu allongée vers l'avant. Ses dimensions atteignent : 0,25 à 0,30 mm de largeur et 0,30 à 0,35 mm de longueur. La tête est prognathe et peut se télescoper dans le prothorax jusqu'au niveau des ommatidies (fig. 1). La capsule se décompose en aires théoriquement délimitées par des sutures ; mais, ces sutures étant peu visibles, nous devrons faire appel à la chétotaxie et au système musculaire pour différencier ces aires (fig. 2) :

— En avant, le clypéo-labre, riche en soies, donne attache aux muscles clypéo-labraux ;

— En arrière des invaginations du tentorium antérieur *(pta)*, une aire frontale est signalée par les origines des faisceaux dilatateurs dorsaux du pharynx (au sens large). Latéralement sont insérées les antennes *(Ant)*, sans suture antennaire ni condyle : les mouvements de l'antenne sont autorisés par une zone membraneuse ;

— Postérieurement à l'antenne, quatre ommatidies *(om)* sont disposées en rosette et une cinquième leur est accolée dorsalement ;

— A l'arrière du crâne, trois petites soies *(SVx)* sont normalement cachées sous le repli prothoracique.

La zone comprise entre les prétentorinas *(pta)* est déprimée et correspond à la suture épistomienne *(sep)*. Les prétentorinas se prolongent vers l'avant par un épaississement pigmenté du tégument qui, passant sous l'antenne, atteint le bord dorsal de la mandibule (fig. 4 : *c*) ; la valeur de cette suture, que nous nommons suture clypéo-génale *(sClpge)*, sera discutée ultérieurement. Il y a recul des prétentorinas ou, si l'on préfère, incorporation du clypéus à la capsule céphalique. Les sutures frontales et la suture coronale ne sont pas visibles, même sur coupes. Signalons que l'examen de l'exuvie montre une déchirure en Y sur la tête, les branches passent en arrière des soies supra-antennaires *(SsAnt)* sans atteindre les antennes, le pied de l'Y se continue sur le prothorax.

Les régions latéro-ventrales de la capsule céphalique sont constituées, de chaque côté, par la géna (fig. 4 : *ge*) très développée en raison de la grande extension des attaches des muscles mandibulaires ; la postgéna est laminée et n'apparaît que dans les attaches des faisceaux maxillaires crâniens du stylet *(crasty)*. La marge ventrale de la géna est sclérifiée et forme un cadre rigide : le cadre oral, portion de la subgéna qui, partant de la région métatentoriale, porte l'articulation maxillaire *(a'')* près de sa base ; elle donne ensuite attache à la zone membraneuse de la pièce stipito-cardinale de la maxille et, distalement, s'articule à la mandibule (articulation postérieure de la mandibule : *a'*). Une grande partie du cadre oral donne attache à des muscles mandibulaires et, par conséquent, est de nature pleurostomienne ; la région maxillaire est donc réduite au liséré fort étroit en contact avec la maxille.

Source : MNHN, Paris

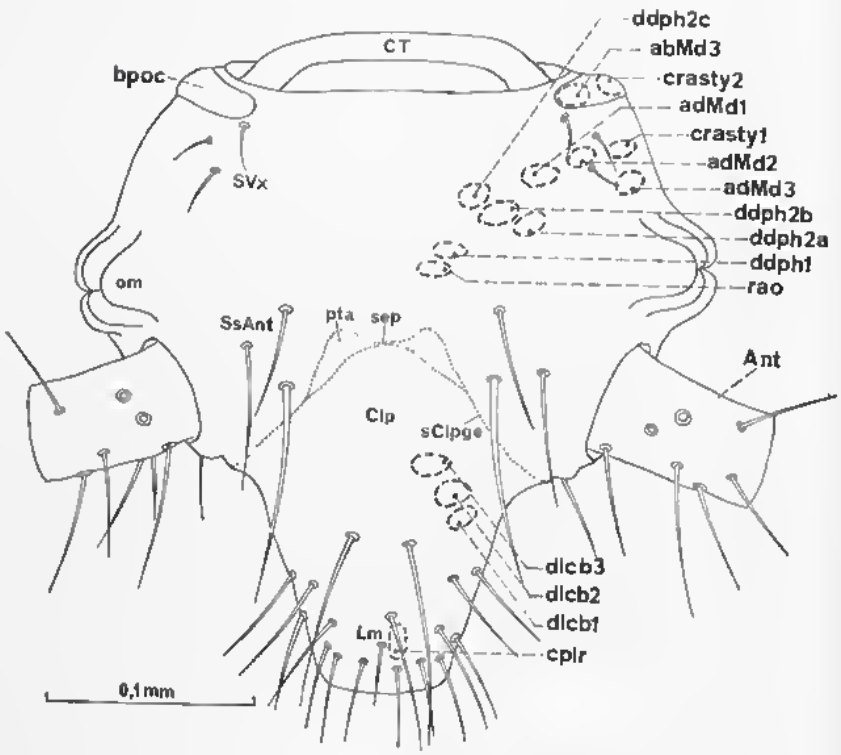


FIG. 2. — *Coniopteryx pygmaea*. Vue dorsale de la tête. Les palpes labiaux et les deuxièmes articles de l'antenne ne sont pas figurés.

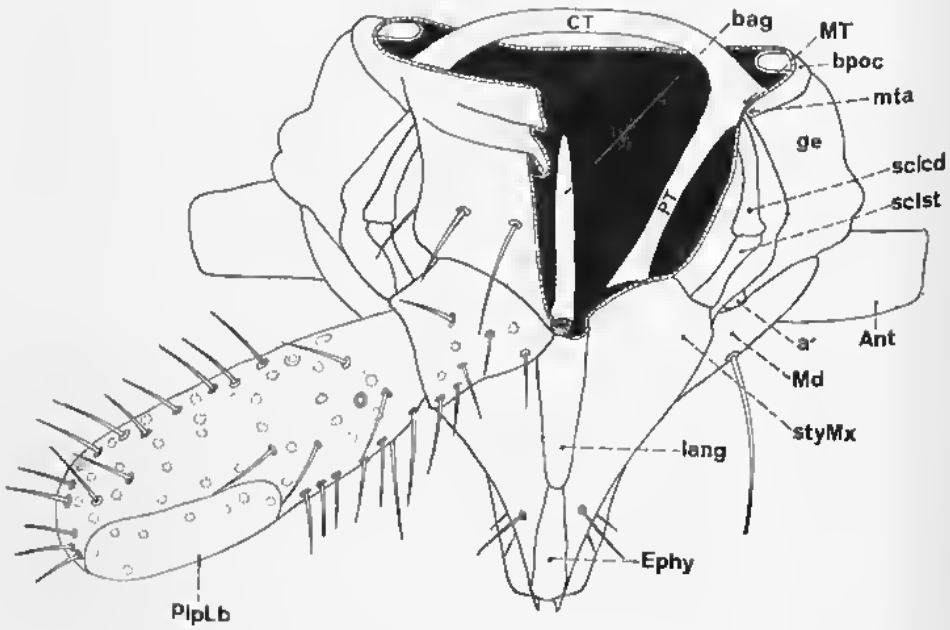


FIG. 3. — *Coniopteryx pygmaea*. Vue ventrale de la tête. Deuxièmes articles de l'antenne non figurés, labium sectionné à droite.

Source : MNHN, Paris

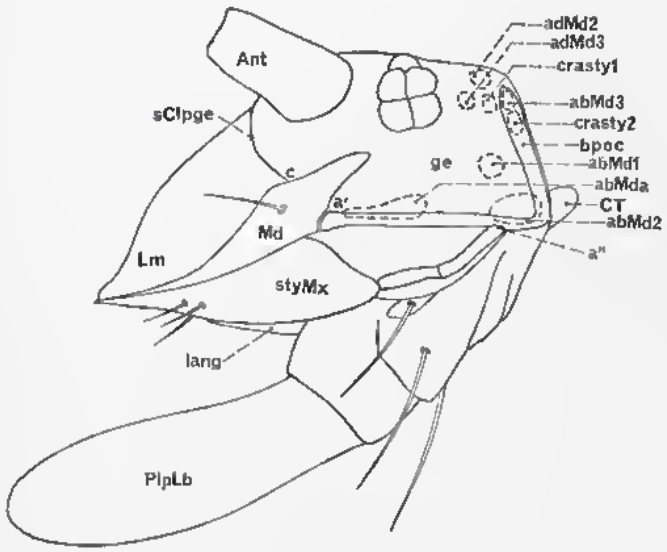


FIG. 4. — *Coniopteryx pygmaea*. Vue latérale de la tête. Second article de l'antenne, chétotaxie du crâne et du palpe labial non représentés.

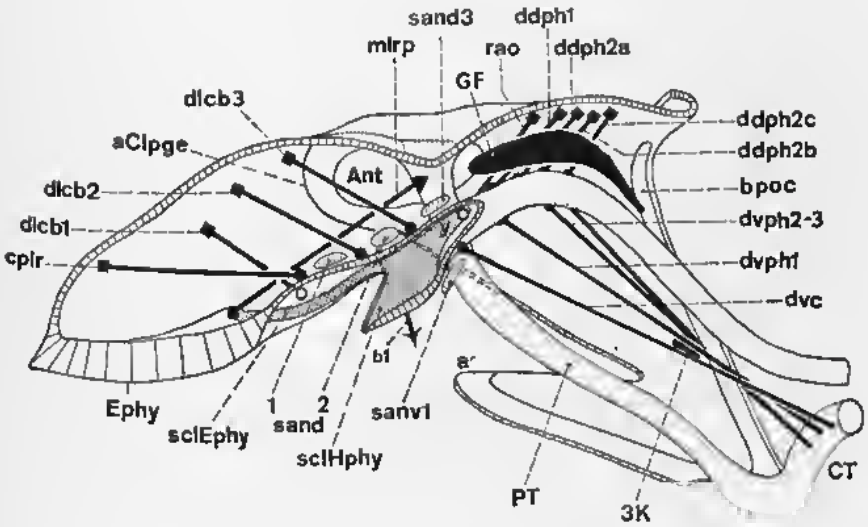


FIG. 5. — *Coniopteryx pygmaea*. Coupe sagittale de la capsule céphalique. Musculature clypéo-labrale et pharynglenne (au sens large).

Source : MNHN, Paris

Les régions postéro-latérales du crâne sont renforcées par un bourrelet sclérifié *(bpoc)* relié de chaque côté au cadre oral dans la région métatentoriale. Il n'y a pas de suture postoccipitale et le bourrelet ne forme ni phragme ni crête interne. Le postoeciput est membraneux et se confond avec la membrane collaire.

2) CHÉTOTAXIE (fig. 2)

La répartition des soies est la suivante :

— Sur le vertex, de chaque côté, trois petites soies *(SVx)* ;

— Entre les antennes et les prétentorinas, deux soies de longueur moyenne et une plus longue (0,08 à 0,10 mm) *(SsAnt)* ;

— Une paire de longues soies clypéales ;

— Sur le labre on trouve, en allant vers l'apex :

$$\begin{array}{ccccc} & 2 & + & 2 & \\ 2 & + & 1 & + & 2 \\ & & 1 & & \\ & 3 & + & 3 & \end{array}$$

3) TENTORIUM (fig. 3, 5, 6 : pl. I à III)

Le tentorium à la forme de la lettre π à jambages dirigés vers l'avant ; bien sclérifié, il reçoit les muscles antennaires, les muscles pharyngiens ventraux et une grande partie des muscles maxillaires et labiaux. Les métatentorias *(MT)* sont courts et le corps tentorial *(CT)* fait légèrement saillie hors de la cavité céphalique ; il divise le foramen occipital en deux : ventralement passe la chaîne nerveuse tandis que le tube digestif et le cerveau occupent la partie dorsale. Le pont tentorial donne attache aux muscles dilatateurs pharyngiens ventraux *(s.l.)* et au muscle prémento-tentorial postérieur labial *(prmtTp)*. Les métatentorinas *(mta)* sont très sclérifiés. Le prétentorium *(PT)* part de la région métatentoriale et se dirige vers l'avant, dans l'axe de la tête ; il se coude et rejoint la paroi du crâne en se rapprochant de son symétrique ; il reçoit, d'avant en arrière, le muscle labral postérieur *(mlrp)* (ce qui est une origine inhabituelle de ce muscle), les muscles antennaires et des muscles maxillaires (prétentorial du stylet : *PTsty*, prétentorio-stipitaux et cardinaux : *PTst*, *PTcd*). Il faut remarquer la position très antérieure sur le tentorium de l'attache des muscles maxillaires. La région de jonction du prétentorium et du corps tentorial donne attache d'une part à des muscles gnathaux (métatentorial du stylet maxillaire : *MTsty* et trois muscles labiaux, prémento-tentorial antérieur : *prmtTa* et deux muscles s'insérant sur la baguette sclérifiée : *B3*, *B5*) et d'autre part à des muscles longitudinaux ventraux prothoraciques (non figurés).

Source : MNHN, Paris

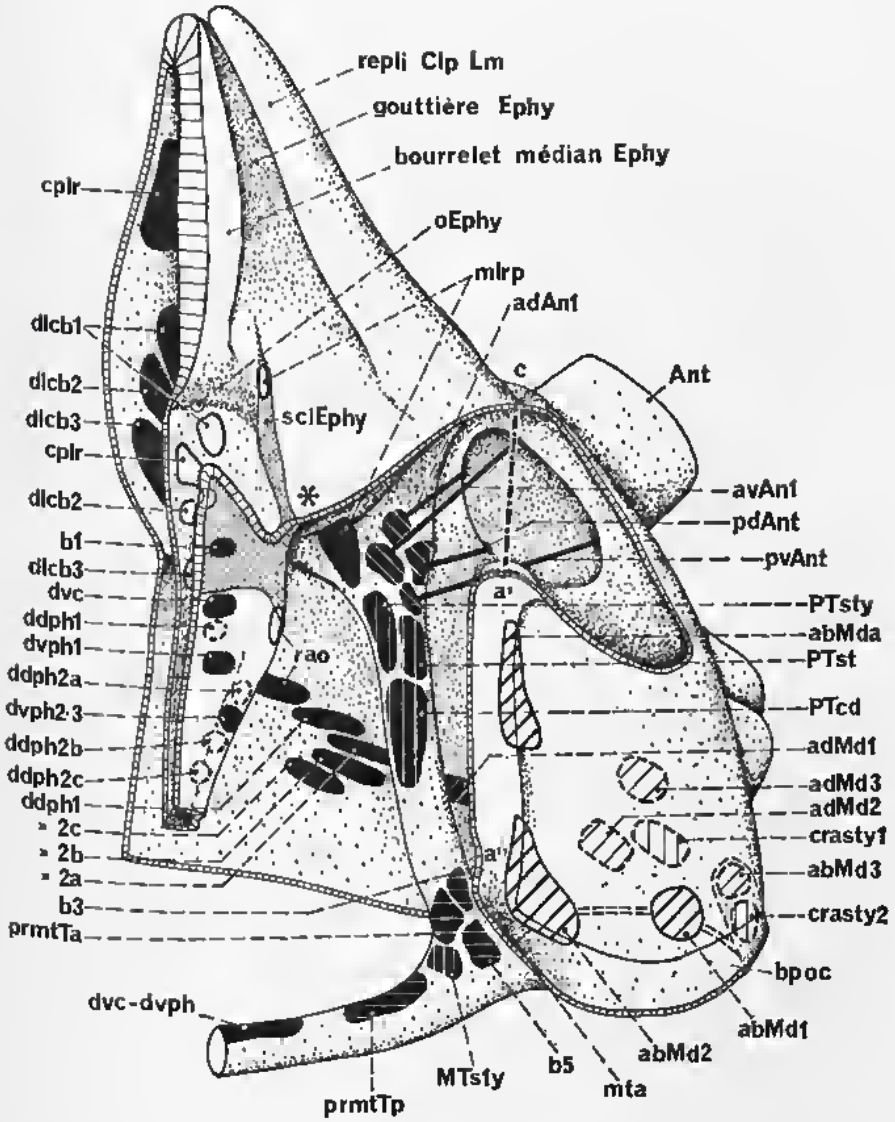


FIG. 6. — *Coniopteryx pygmaea*. Vue ventrale du côté gauche de la capsule céphalique (la section sagittale est en vue perspective). Les aires d'attaches musculaires sont ainsi représentées :

— Clypéo-labrales et pharyngiennes (au sens large) : sans figuré ; antennaires : lignes obliques de gauche à droite ; mandibulaires : lignes obliques de droite à gauche ; maxillaires : lignes verticales ; labiales : lignes horizontales. Les attaches visibles sont en plein ; celles situées sous le tégument ventral sont bordées d'un trait continu ; les attaches dorsales, cachées par le tégument ventral, présentent un liséré discontinu.

Source : MNHN, Paris

B. — L'ANTENNE
(fig. 7)

L'antenne est insérée dorso-latéralement sur la capsule céphalique, en avant des ommatidies. Elle se compose de deux articles : le premier, court (0,10 mm), porte sept soies et deux organes placoïdes. Le second article, plus long (de 0,30 à 0,32 mm), est muni de quinze grandes soies réparties sur toute sa longueur, trois soies courtes sont insérées subapicalement. Une forte soie apicale prolonge l'antenne. Comme nous l'avons vu, il n'y a pas d'articulation antennaire différenciée, les mouvements de l'antenne étant possibles grâce à une zone membraneuse plus souple. On peut penser que l'article basal représente le scape — il n'a cependant pas de muscles intrinsèques — et l'article terminal l'ensemble pédicelle et flagelle.

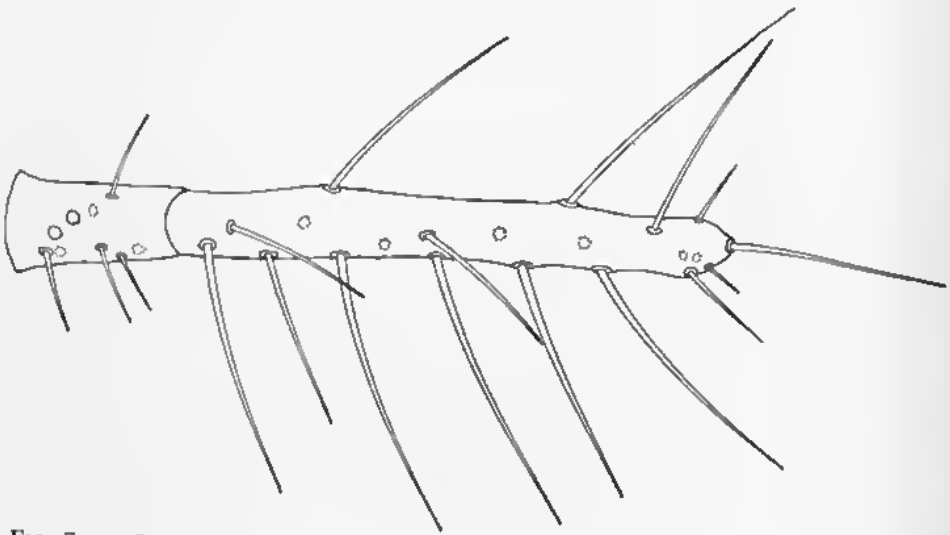


Fig. 7. — *Coniopteryx pygmaea*. Antenne en vue dorsale. Les organes placoïdes sont représentés par des cercles continus et les embases des soies de la face ventrale par des cercles discontinus.

Musculature et innervation (fig. 6, 14, 15).

Quatre muscles originaires du prétentorium, non loin des prétentorinas, meuvent l'antenne ; ils s'insèrent à la base du premier article : deux sont dorsaux (antéro-dorsal, *adAnt* et postéro-dorsal, *pdAnt*) et deux ventraux (antéro-ventral, *avAnt* et postéro-ventral, *pvAnt*). Le nerf antennaire *(nAnt)* se dirige vers l'avant dès sa sortie du cerveau ; il émet une branche desservant les trois soies supra-antennaires puis une branche motrice destinée aux muscles antennaires et le nerf pénètre dans la cavité de l'antenne. Nous n'avons pas étudié la distribution sensorielle à l'intérieur de cette dernière.

Source : MNHN, Paris

C. — CAVITÉ CIBARIALE — PHARYNX

1) ÉLÉMENTS SQUELETTIQUES

Au mode de nutrition des larves de Planipennes correspond une occlusion antérieure de la cavité préorale, seul subsiste un passage latéral vers le canal alimentaire ménagé entre les stylets. Lozinski (1908) a décrit le système de fermeture de la cavité préorale de *Myrmeleon* ; chez *Coniopteryx*, ce système est différent. Le clypéo-labre recouvre les stylets au repos ; distalement, il est creusé de chaque côté, d'une gouttière longitudinale où se logent les stylets (fig. 8 A) ; la marge ventrale de cette gouttière est faite par l'épipharynx *(Ephy)* soulevé à ce niveau en un bourrelet médian pédonculé dont les bords rejoignent presque les marges clypéo-labrales ; la gouttière est ainsi presque fermée latéralement. En allant vers l'arrière, les marges clypéo-labrale et épipharyngienne s'écartent l'une de l'autre (fig. 6 et 8 C) ; elles s'estompent progressivement, l'épipharynx s'aplatit (fig. 8 H) puis, proximalement, se creuse. La cavité ainsi formée, le cibarium, est close en avant par une languette (fig. 8 C et suivantes : *lang*) dont la nature sera précisée ultérieurement ; elle est insinuée entre les stylets et sa face dorsale, accolée au bourrelet épipharyngien, se poursuit oralement par le sclérite hypopharyngien *(sclHphy)*, plancher de la cavité cibariale. Le plafond de cette cavité est soutenu de chaque côté par un sclérite longitudinal épipharyngien soudé proximalement à la paroi latérale du sclérite hypopharyngien, sensiblement dans le prolongement du bras oral *(y)*. Le tégument situé entre les bras oraux donne attache à des muscles cibariaux ; il est donc encore épipharyngien et la cavité sous-jacente peut ainsi être qualifiée de prépharynx.

Ainsi le système squelettique se présente comme une paire de sclérites longitudinaux réunis ventralement par un sclérite semi-annulaire hypopharyngien muni d'une pointe médiane antérieure ; chaque sclérite longitudinal est composite : distalement il est épipharyngien et donne attache au muscle labral postérieur *(mlrp)*, en arrière c'est le bras oral du suspensorium hypopharyngien où s'insère le muscle rétracteur de l'angle oral *(rao)* ; ce premier muscle rétroganglionnaire indique la position de la bouche (au sens morphologique).

La cavité cibariale, pourvue de puissants muscles, doit probablement jouer le rôle d'une pompe alimentaire ; les canaux alimentaires, ménagés de chaque côté entre les stylets, débouchent latéralement dans le cibarium auquel fait suite le pharynx. Celui-ci présente une section transverse cruciforme (pl. II et III).

Source : MNHN, Paris

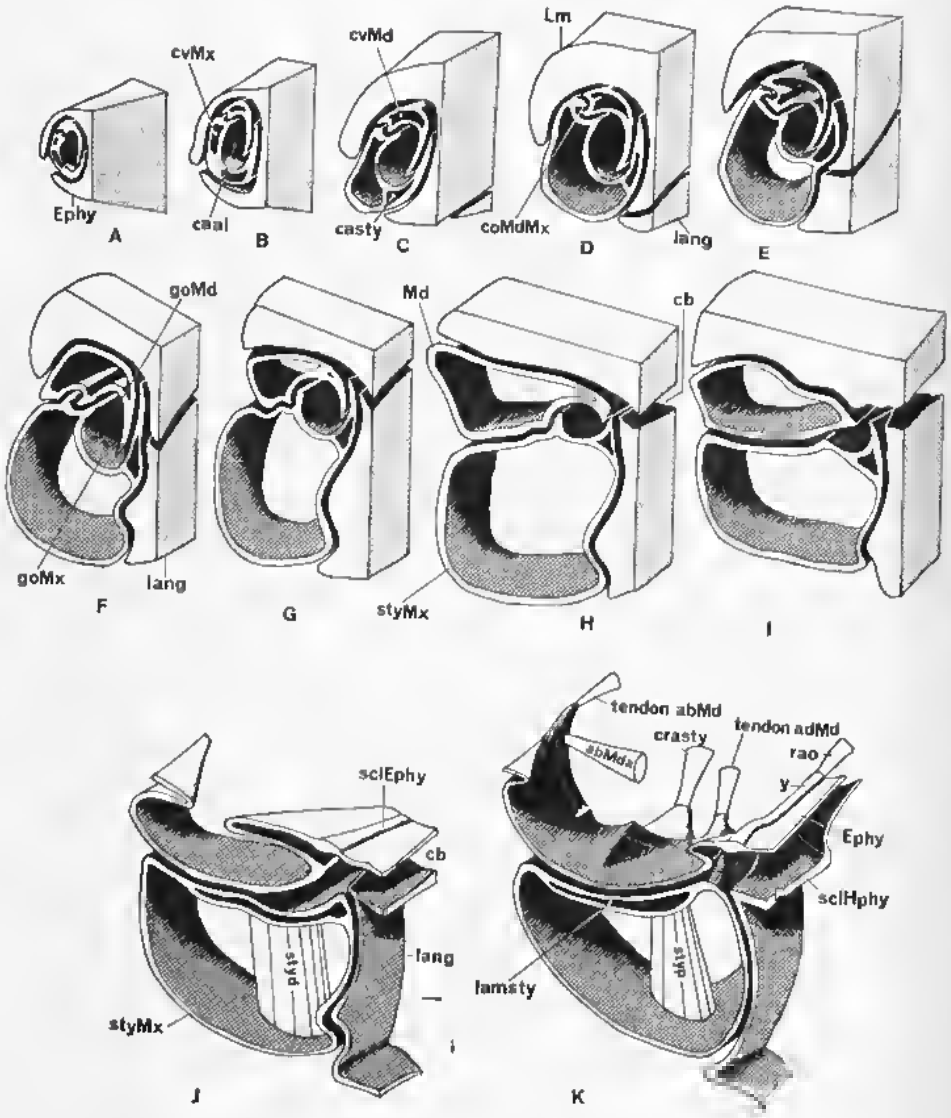


FIG. 8. — *Coniopteryx pygmaea*. Blocs diagrammes intéressant le côté droit de la région antérieure de la tête : les stylets, la languette et le clypéo-labre (ce dernier n'est pas représenté en J et K), de l'avant (A) vers l'arrière (K).

Source : MNHN, Paris

2) MUSCULATURE (fig. 2, 5, 6 et 14)

a) **Musculature clypéo-labrale**

— Muscle compresseur du labre *(cplr)*.

Originaire de la paroi dorsale antérieure du labre (région sclérifiée), de chaque côté de la soie impaire distale, ce muscle traverse en oblique la cavité labrale et s'attache sur l'épipharynx, dans la région antérieure de la paroi épipharyngienne. Il est innervé par le nerf procurrent. C'est le compresseur du labre des Orthoptéroïdes (*cplr* de SNODGRASS, 1928, 1935).

— Muscle dilatateur du cibarium *(dlcb 1-2-3)*.

Deux faisceaux originaires de la paroi dorsale du clypéus, en arrière des soies labrales, vont s'attacher sur la paroi épipharyngienne, le premier *(dlcb1)* latéralement et légèrement en avant du *cplr*, le second *(dlcb2)* en arrière de l'insertion de ce muscle. Ils sont desservis par le nerf procurrent et peuvent sans difficulté être homologués au *dlcb* de SNODGRASS, bien qu'ils soient séparés par un muscle semi-annulaire *(sand1)*. L'attache clypéale du troisième faisceau est voisine de celles des précédents : il s'insère sur la paroi épipharyngienne en arrière du *dlcb2*, entre les bras oraux ; il est innervé par le nerf procurrent. Ce faisceau paraît analogue aux deux précédents quant à son origine mais son insertion tend à le rapprocher du muscle dilatateur buccal de SNODGRASS *(dlbc)* ; chez *Coniopteryx*, il n'y a pas lieu d'en faire une catégorie spéciale : son innervation par le nerf procurrent, sa position antérieure aux racines du ganglion frontal ne justifient pas la distinction établie par SNODGRASS.

— Muscle labral postérieur *(mlrp)*.

L'origine de ce muscle est très particulière : il vient du tentorium antérieur près des prétentorinas ; il se dirige obliquement vers l'avant et s'insère à l'extrémité antérieure du sclérite épipharyngien. Son innervation est variable : soit de la racine du ganglion frontal soit du nerf labral. Il est possible de le comparer au muscle labral postérieur *(mlrp)* de SNODGRASS, souvent nommé muscle des tormas, dont l'attache frontale se serait déplacée du front à la base du tentorium antérieur.

Il n'y a pas de muscle labral antérieur. Ainsi le front ne donne attache à aucun muscle labral.

b) **Musculature pharyngienne** (*s.l.*)

Tous les muscles suivants sont situés en arrière des racines du ganglion frontal.

— Muscle rétracteur de l'angle oral *(rao)*.

Origine : sur la partie médiane antérieure du front, en arrière des

Source : MNHN, Paris

prétentorinas ; son insertion se fait à l'extrémité du bras oral du suspensorium hypopharyngien. Il est desservi par un nerf partant du point de jonction de la racine du ganglion frontal et du nerf labral (fig. 14 : *rao*). L'homologuer au *rao* de SNODGRASS ne fait aucune difficulté. Chez *Osmylus* on retrouve le rétracteur de l'angle oral, c'est le M20 (WUNDT, 1961), son innervation est assurée par le ganglion frontal ; il existe également un muscle (M28) qui, partant du bras oral, se rend à la base du prétentorium ; on serait tenté d'en faire un suspenseur latéral de la bouche mais son innervation est différente : elle se fait par le nerf récurrent ; cette difficulté n'avait pas échappé à WUNDT qui le place parmi les dilatateurs pharyngiens. Notons que le suspenseur latéral de la bouche *(slb)* de *Thermobia* (CHAUDONNERET, 1950) est innervé par la racine ventrale du ganglion frontal. Ce muscle n'existe pas chez *Coniopteryx*.

— Muscle pharyngien dorsal antérieur *(ddph1)*.

Ce muscle présente une origine voisine de celle du *rao*, en arrière et légèrement de côté ; son insertion est médiale sur le pharynx, au fond du sillon dorsal pharyngien. Il est desservi par le ganglion frontal. C'est le premier dilatateur pharyngien de SNODGRASS *(1 dlphy)*.

— Muscle pharyngien dorsal postérieur *(ddph2a,b,c)*.

Les trois faisceaux composant ce muscle viennent d'une région dorsale de la capsule céphalique située entre les soies du vertex et les impressions des muscles *rao* et *ddph*1, région que SNODGRASS qualifie de postfrontale ; ils vont successivement s'insérer sur la crête latéro-dorsale du pharynx. Leur innervation est assurée par le ganglion frontal et le nerf récurrent. Ces trois faisceaux se distinguent aisément du muscle précédent par leurs origines et insertions. Il s'agit sans aucun doute des faisceaux « *dilatores pharyngealis postfrontales* » *(2dlphy)* de SNODGRASS. Il n'y a pas, chez *Coniopteryx*, de dilatateurs postcérébraux *(dlpphy)*.

Tous les dilatateurs ventraux ont leurs origines sur le pont tentorial, le plus antérieur étant médial sur le tentorium.

— Muscle dilatateur ventral du cibarium *(dvc)*.

Il est inséré médialement sur la membrane immédiatement en arrière du sclérite semi-annulaire hypopharyngien ; il passe ventralement à la commissure sous-œsophagienne *(3K)* dont il reçoit son innervation.

— Muscles dilatateurs ventraux pharyngiens *(dvph1, 2, 3)*.

Trois muscles dont le premier *(dvph1)* se distingue par son insertion plus médiale sur le pharynx, en arrière du dilatateur ventral du cibarium *(dvc)* ; les deux autres s'attachent sur la crête latéro-ventrale du pharynx sensiblement au niveau des faisceaux dorsaux postérieurs *(ddph2b, c)*. Ces trois muscles sont postérieurs à la commissure *3K*. Le premier pourrait correspondre au « *dilatator pharyngis ventralis secundus* » de SNODGRASS et les suivants au « *dilatator pharyngis ventralis tertius* »

Source : MNHN, Paris

L'innervation n'a été vue que pour le premier muscle : elle vient de la commissure *3K*.

Musculature semi-annulaire.

— Premier semi-annulaire dorsal *(sand1)* : inséré de part et d'autre sur les sclérites épipharyngiens, il passe entre les deux faisceaux antérieurs du dilatateur du cibarium *(dlcb1-2)*.

— Second semi-annulaire dorsal *(sand2)* : passant entre les faisceaux 2 et 3 du dilatateur cibarial, il s'attache à la base du bras oral à sa jonction avec le sclérite semi-annulaire hypopharyngien et le sclérite épipharyngien.

— Troisième semi-annulaire dorsal *(sand3)* : il réunit les bras oraux non loin de leur apex et est situé entre le dernier dilatateur cibarial *(dlcb3)* et le rétracteur de l'angle oral *(rao)*.

— Semi-annulaire ventral *(sanv1)* : il relie, sous le tube digestif, les bras oraux, au niveau du troisième semi-annulaire dorsal ; il est antérieur au *duc*.

Musculature annulaire.

Postérieurement aux bras oraux, les fibres musculaires entourent complètement le pharynx ; plus ou moins obliques, elles existent sensiblement jusqu'au niveau de la commissure *3K*. Signalons que cette musculature annulaire est desservie par le nerf récurrent. Il n'y a pas de musculature longitudinale.

D. — LES STYLETS
(fig. 3, 4, 8, 9, 10, 12)

1) LA COAPTATION DES STYLETS

Les larves des Planipennes sont caractérisées par la forme particulière de leurs pièces buccales : allongées et acérées, mandibules et maxilles *(pro parte)* d'un même côté sont coaptées et forment un ensemble perforant suceur.

Le diagramme F de la figure 8 indique l'aspect des stylets dans leur région moyenne. Chaque stylet présente une gouttière (ventrale : *goMd*, dorsale : *goMx*) limitée médialement par un rebord mince. Le bord maxillaire, parcouru par le canal interne du stylet *(casty)*, recouvre son analogue mandibulaire assurant ainsi la fermeture médiane du canal alimentaire *(caal)* ; en direction orale, les bords s'estompent ; le canal alimentaire débouche alors dans la cavité cibariale (J-K). Les bords externes des gouttières des stylets sont larges et les faces en regard sont munies d'une coaptation longitudinale *(coMdMx)* bien marquée au milieu du stylet, moins à l'apex (A-B-C) et disparaissant proximalement (G-H). Le profil de cette coaptation complexe, qui rappelle un assemblage en tenon et mortaise, semble interdire les mouvements de rotation

Source : MNHN, Paris

des stylets autour d'un axe longitudinal ; par contre ces derniers doivent pouvoir glisser l'un sur l'autre (protraction-rétraction).

Chez *Coniopteryx*, les stylets sont, au repos, entièrement cachés par le clypéo-labre (fig. 8). Ils sont courbés de telle sorte que, s'insérant latéralement sur la tête, ils deviennent parallèles et presque médians. Cette condition rappelle, toutes proportions gardées, celle des stylets de la larve d'*Osmylus* et est inverse de celle des stylets des larves de *Chrysopa* ou de *Myrmeleon* où la concavité est interne.

2) MANDIBULE

a) **Eléments squelettiques**

Le stylet mandibulaire, long d'environ 0,25 mm, présente une base élargie dont le bord latéral échancre profondément la capsule céphalique sous l'antenne (fig. 4) ; latéralement cette partie renflée porte une longue

Fig. 9. — *Coniopteryx pygmaea*. Mandibule droite en vue ventrale.

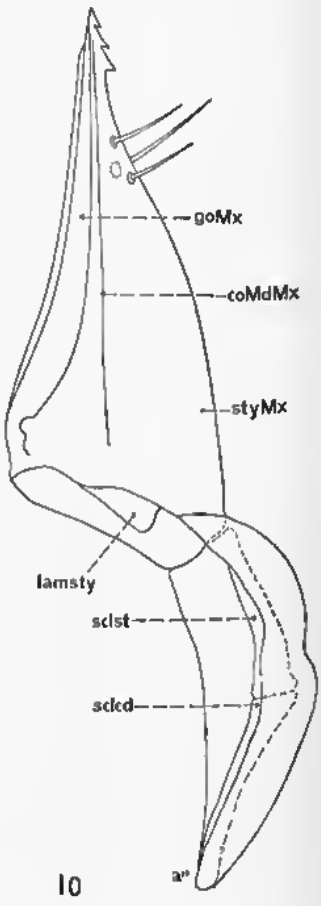


Fig. 10. — *Coniopteryx pygmaea*. Maxille droite en vue dorsale.

Source : MNHN, Paris

soie. La marge ventrale, très sclérifiée, s'appuie en son milieu sur l'extrémité du cadre oral, c'est l'articulation primaire *(a')* de la mandibule ; il n'y a ni glène ni condyle : chaque surface articulaire est une échancrure qui s'engrène dans sa partenaire, les axes étant perpendiculaires. A chaque extrémité du renforcement ventral de la mandibule sont insérés les forts tendons des faisceaux adducteurs et abducteurs (fig. 9). La jonction avec la paroi céphalique se fait par l'intermédiaire de membrane ; aucune différenciation articulaire n'existe au bord dorsal du stylet mais il faut remarquer que l'axe des mouvements d'adduction-abduction (fig. 6 : *axe a'-c*), perpendiculaire au plan formé par les tendons, passe par l'articulation ventrale *(a')* d'une part et, d'autre part, rejoint la marge dorsale mandibulaire en un point proche de l'aboutissement de la suture clypéo-génale *(sClpge)* ; ce point peut être considéré comme l'articulation mandibulaire secondaire *(c)* qui, chez les Orthoptéroïdes par exemple, se présente sous la forme d'un condyle crânien et d'une glène appendiculaire. L'extrémité du stylet mandibulaire est très acérée mais on ne retrouve ni la denticulation récurrente ni la ligne de rupture préformée *(pAbsl)* de la larve d'*Osmylus* (WUNDT, 1961).

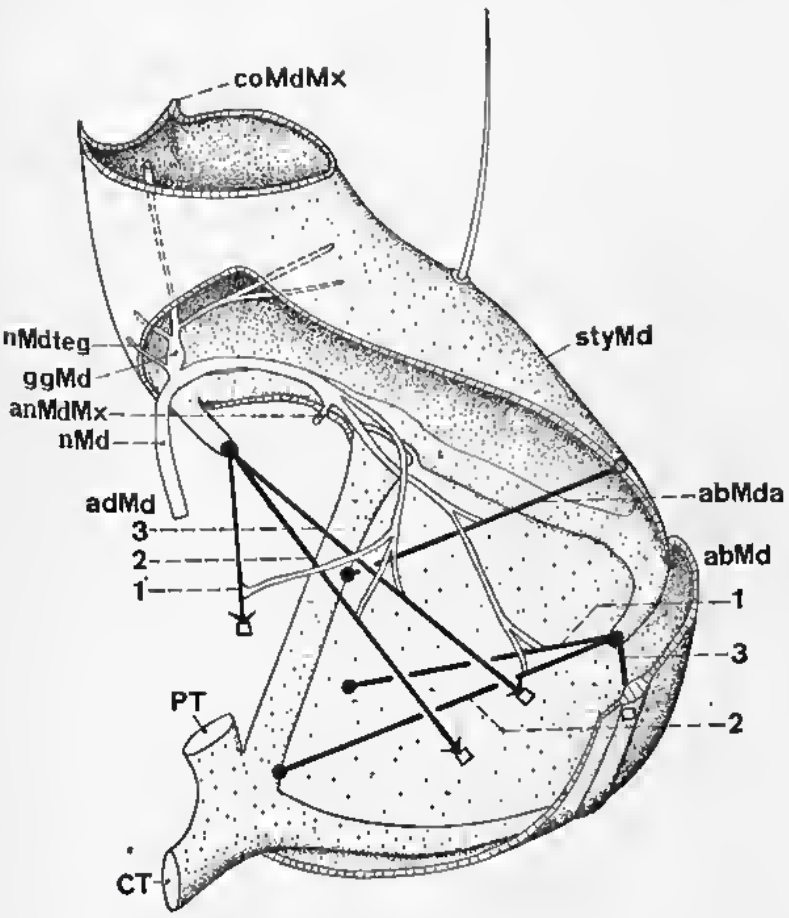


FIG. 11. — *Coniopteryx pygmaea*. Musculature et innervation mandibulaires (vue dorsale).

Source : MNHN, Paris

b) **Musculature** (fig. 2, 11)

La mandibule de *Coniopteryx* possède les muscles antagonistes habituels :

— Muscles abducteurs *(abMd)*.

Un groupe de faisceaux musculaires est inséré sur le fort tendon de l'extrémité latérale de la base du stylet ; l'un de ces faisceaux *(abMd3)* a une origine dorso-latérale sur le bourrelet postoccipital ; les deux autres, ventraux, viennent soit de la gena *(abMd1)* soit de la région postérieure du cadre oral en débordant sur la gena *(abMd2)* (fig. 6). Très puissant, ce groupe de faisceaux correspond au muscle abducteur typique (I de Snodgrass). Le muscle abducteur mandibulaire antérieur *(abMda)* naît de la région distale du cadre oral, non loin de l'articulation *a'* et s'attache sur la marge dorsale de la base du stylet, près du tendon des faisceaux précédents.

— Muscles adducteurs *(adMd)*.

Trois faisceaux partent d'un tendon allongé, l'un *(adMd1)* se rend dorsalement sur la capsule céphalique en arrière et latéralement aux muscles pharyngiens dorsaux ; les deux autres faisceaux *(adMd2-3)* possèdent une origine crânienne plus latérale, entre les ommatidies et l'extrémité du bourrelet postoccipital.

c) **Innervation** (fig. 11, 15)

Le nerf mandibulaire *(nMd)*, partant de la masse sous-œsophagienne immédiatement en dessous des cruras, se dirige vers l'avant puis oblique sur le côté devant les muscles maxillaires prétentorial du stylet et prétentorio-stipital. Il envoie dans le stylet une branche sensorielle qui, renflée près de son départ *(ggMd)*, émet trois ramifications : l'une *(nMdteg)* se rend à la membrane dorsale, près d'un territoire épipharyngien (terminaison signalée d'un astérisque sur la figure 6) ; les deux autres desservent les parois médiane et dorsale de la base du stylet. L'autre branche du nerf mandibulaire innerve les faisceaux adducteurs, contracte une anastomose (fig. 11 : *anMdMx*) avec le nerf maxillaire et dessert finalement les faisceaux abducteurs.

3) MAXILLE (fig. 8, 10 et 12)

a) **Éléments squelettiques**

La maxille de *Coniopteryx* se compose d'une pièce stipito-cardinale et d'un stylet. Il n'y a pas de palpe maxillaire.

Source : MNHN, Paris

La pièce stipito-cardinale.

C'est à dessein que nous n'employons pas les termes de cardo et de stipes car nous verrons que la structure de la maxille des larves de Planipennes est fort complexe. Cette pièce membraneuse, largement ouverte sur la cavité céphalique, est reliée par sa marge ventrale au labium et au cadre oral par son bord dorsal. Le stylet s'attache dans sa région antéro-ventrale. Une sclérification ventrale de la paroi de cette pièce stipito-cardinale s'articule à sa base avec le cadre oral près des métatentorinas par un condyle maxillaire (fig. 4 : *a*") logé dans une glène céphalique ; elle est divisée en un sclérite basal cardinal *(sclcd)* et en un sclérite distal de nature stipitale *(sclst)* à l'extrémité duquel s'articule le stylet. Ces deux selérites donnent attache aux muscles adducteurs tentoriaux, cardinaux et stipitaux *(PTcd* et *PTst)*.

Le stylet maxillaire.

Le stylet maxillaire ne s'effile que dans son tiers distal, contrairement au stylet mandibulaire ; large à sa base de 0,06 mm, il atteint 0,16 mm de longueur. L'extrémité de la partie renflée du stylet porte latéralement trois soies d'inégale longueur. Tout le stylet et plus particulièrement son apex est fortement induré ; la pointe aeérée présente, du côté externe, trois dents récurrentes. La base du stylet communique avec la cavité céphalique par une large ouverture à orientation postéro-dorsale ; la face dorsale du stylet présente une crête longitudinale *(coMdMx)* correspondant à un sillon mandibulaire (fig. 8) ; elle s'estompe progressivement à la base du stylet. La région médio-dorsale de ee dernier se creuse d'une gouttière (fig. 8 F : *goMx*) dont le bord interne aminei recouvre en partie le stylet mandibulaire, assurant ainsi l'étanchéité du canal alimentaire ; le bord interne du stylet est pareouru par un canal longitudinal *(casty)* dont l'extrême finesse ne nous a pas permis d'observer l'orifice apical (un tel orifice existe chez *Osmylus*) ; proximalement (fig. 8 J), ce canal débouche dans une cavité aplatie dorso-ventralement (signalée par Lozinski, 1908, chez *Myrmeleon* : « Spalt ») dont les parois se prolongent vers l'arrière hors de la cavité du stylet (lame dorsale du stylet : *lamsty*). Il est difficile de se prononcer sur la nature de cette lame et du canal interne du stylet ; s'agit-il d'une délamination de la cutieule ou du résultat de la fermeture d'une gouttière longitudinale ? Nous reviendrons sur cette question. L'extrémité postérieure de la lame dorsale donne attache aux faisceaux du muscle crânien du stylet *(crasty)*.

b) **Musculature** (fig. 12)

La museulature de la maxille est riche mais en raison de la structure particulière de cet appendiee, son interprétation est délicate ; aussi userons-nous de termes descriptifs ne présumant en rien de leur interprétation.

Source : MNHN, Paris

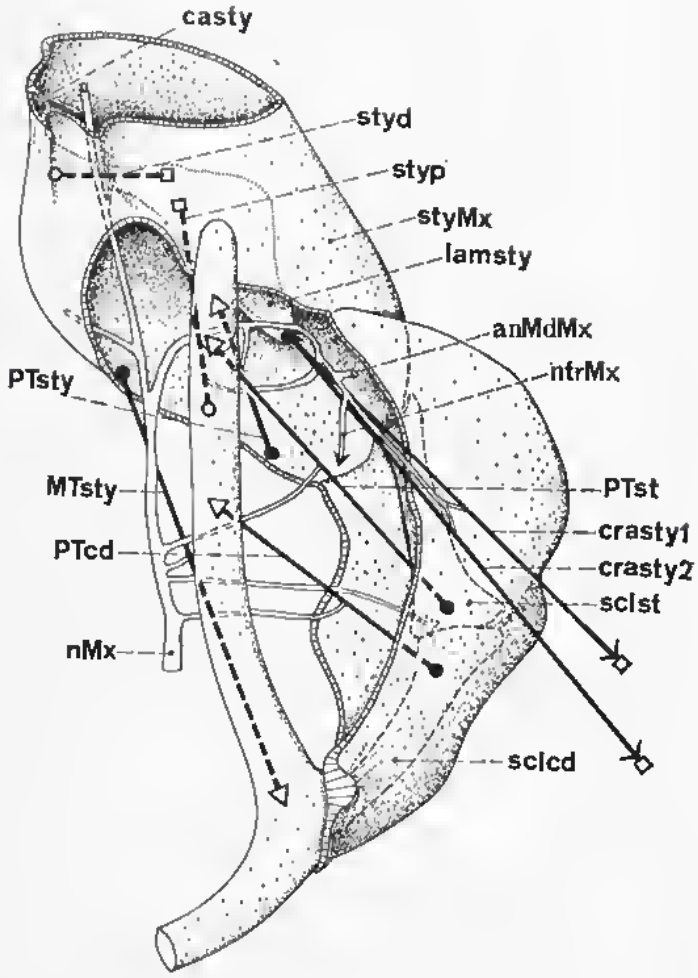


FIG. 12. — *Coniopteryx pygmaea.* Musculature et innervation maxillaires (vue dorsale).

MUSCLES INTRINSÈQUES DU STYLET (fig. 8, 12; pl. 1 B).

— Muscle distal du stylet *(styd)* : il va de la paroi ventrale de la base renflée du stylet à la face ventrale de la lame dorsale du stylet *(lamsty)*.

— Muscle proximal du stylet *(styp)* : son attache dorsale est contiguë à celle du muscle précédent, un peu en arrière toutefois ; son attache ventrale se fait sur la marge ventrale du stylet, en avant du muscle labial prémental dorsal *(prmld)*.

La contraction de ces deux muscles dilate la cavité de la lame dorsale du stylet ; par contre, elle semble n'avoir que peu d'effet sur la dilatation du canal alimentaire.

MUSCULATURE EXTRINSÈQUE.

— Muscle prétentorial du stylet *(PTsty)* : il est originaire du prétentorium, et va à la marge ventrale du stylet, latéralement au muscle

Source : MNHN, Paris

styp, assez près de l'articulation du stylet et de la sclérification stipitale.

— Muscle métatentorial du stylet *(MTsty)* : originaires du métatentorium, deux faisceaux musculaires s'insèrent médialement sur la base du stylet. Ils longent les faisceaux du muscle labial *prmlTa*.

— Muscle crânien du stylet *(crasty1-2)* : l'extrémité postérieure de la lame dorsale du stylet s'effile en un tendon où sont insérés deux faisceaux musculaires d'origine crânienne ; l'un *(crasty1)* est latéro-dorsal en arrière de l'adducteur mandibulaire *(adMd3)* (cf. fig. 4) ; l'autre *(crasty2)*, plus latéral, vient du bourrelet postoccipital en dessous du muscle mandibulaire abducteur *(abMd3)*.

Musculature tentoriale stipito-cardinale.

Deux forts muscles adducteurs venant du prétentorium s'insèrent sur la paroi de la pièce stipito-cardinale, en grande partie sur les sclérites mais ils débordent également sur la membrane. Le plus antérieur *(PTst)*, inséré sur la région stipitale, correspond sans ambiguïté à l'adducteur tentorial stipital (*adst* de Snodgrass), l'autre *(PTcd)* étant l'adducteur tentorial cardinal *(adcd)*.

c) **Innervation** (fig. 12, 15)

Le nerf maxillaire *(nMx)* sort de la masse sous-œsophagienne au même niveau que le nerf mandibulaire ; il longe dorsalement les faisceaux du muscle *PTsty* qu'il innerve ainsi que les muscles *PTst* et *PTcd*. Un petit rameau se rend au tégument de la pièce stipito-cardinale. Au niveau de la base du stylet, le nerf maxillaire se bifurque en deux branches d'égale importance ; l'une après avoir innervé le muscle *styd* et la base du stylet, continue à l'intérieur de ce dernier et dessert les soies latérales ; l'autre se dirige latéralement puis vers l'arrière ; il innerve successivement les muscles *styp* et *crasty1-2* ; en outre un nerf *(ntrMx)* suit la trachée maxillaire contre laquelle on le perd. Le nerf maxillaire s'anastomose, au début de sa portion récurrente, avec le nerf mandibulaire *(anMdMx)*.

d) **Système glandulaire** (pl. II C)

Le stylet maxillaire renferme deux glandes :

— La glande médiane du stylet est accolée à la partie proximale du canal interne du stylet ; elle ne montre pas de canalicule, la sécrétion de chaque cellule doit probablement s'écouler directement dans le canal dont la paroi est plus mince à ce niveau.

— La glande latérale du stylet présente une vaste cavité dont les cellules de la paroi médiale sont plus volumineuses que celles de la

Source : MNHN, Paris

paroi latérale. Cette cavité présente quelques gouttelettes de sécrétion. Une communication entre cette cavité et la lumière de la lame dorsale du stylet existe mais elle est difficile à observer.

E. — LE LABIUM

(fig. 3, 4, 13 ; pl. I à III)

1) ÉLÉMENTS SQUELETTIQUES

Le labium de la larve de *Coniopteryx* occupe une grande partie de la face ventrale de la tête. Il comprend :

a) Une plaque sensiblement pentagonale portant trois paires de soies (fig. 3) dont une, latéro-dorsale (fig. 13), est insérée sur une région plus sclérifiée : le sclérite latéral *(sclLat)*. La base de cette plaque est reliée au prothorax par des plissements membraneux ; la limite labio-prothoracique est indiquée par l'attache du muscle prémental dorsal *(prmtd)* ;

b) Deux palpes labiaux, apparemment faits de deux articles, le distal est allongé en massue ; densément pileux, il présente sur sa face ventro-antérieure une plage ovale garnie de sensilles (non indiqués sur la figure 13) ; le basal, plus court, s'insère sur la marge ventro-antérieure de la plaque labiale. Nous verrons que l'étude de la musculature labiale nous conduit à admettre que cet « article » est en fait un palpiger ; le palpe labial est donc uniarticulé.

c) Une languette médiane membraneuse (fig. 3, 4, 8, 13 : *lang*) prolongeant vers l'avant la plaque labiale ; elle s'insinue entre les stylets, s'applique contre l'évagination médiane épipharyngienne, obturant antérieurement la cavité cibariale comme il a été indiqué plus haut (fig. 8 C, D et suivantes) ; elle n'atteint pas l'apex du labre. La face dorsale de la languette, creusée d'une légère gouttière longitudinale, s'élargit au niveau de la cavité cibariale et se sclérifie : c'est le sclérite hypopharyngien *(sclHphy)* déjà mentionné. Nous verrons ultérieurement la valeur morphologique de cette languette.

d) Entre les palpigers, en arrière de la languette, débouche ventralement la lumière d'une formation sclérifiée tubulaire impaire pénétrant fort loin à l'intérieur de la capsule céphalique ; nous l'avons nommée « baguette » (fig. 3, 13 : *bag*) ; elle n'a pas d'équivalent chez les Névroptères jusqu'ici étudiés. Par la position ventrale de son orifice, nous pouvons la comparer au conduit salivaire des larves de Mécoptères (Bierbrodt, 1943 : *Sp.g*) ; nous reviendrons sur cette question.

Ainsi, peut-on distinguer, tout au plus, une région prélabiale et une région postlabiale.

Source : MNHN, Paris

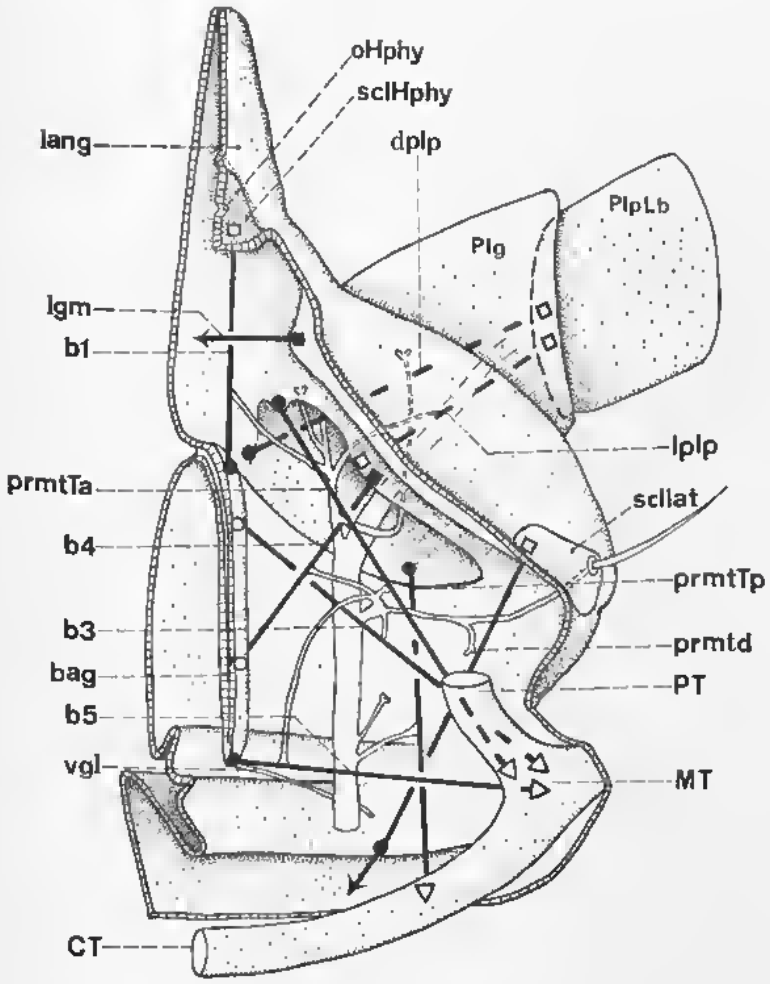


FIG. 13. — *Coniopteryx pygmaea*. Musculature et innervation labiales. Vue dorsale du côté droit du labium (la section sagittale est en vue perspective).

2) MUSCULATURE (fig. 13)

Deux muscles s'insèrent à la base dorsale du palpe. L'un, assez fort, a son origine sur la région médiane du prélabium, à proximité de l'invagination de la baguette sclérifiée ; il correspond au muscle dépresseur du palpe *(dplp)*. L'autre, plus grêle, est originaire de la base dorsale du palpiger ; il peut être homologué au muscle élévateur du palpe *(lplp)*.

De la région latéro-postérieure de la baguette, un muscle *(b4)* se dirige latéralement vers la base du palpiger, dorsalement au muscle *lplp*, dans un domaine prélabial.

Le muscle prémental dorsal *(prmtd)* est inséré dorsalement à proximité de la limite maxillo-labiale sur le sclérite latéral *(scllat)* ; ses fibres, en continuité avec celles d'un muscle longitudinal ventral, prennent

Source : MNHN, Paris

cependant attache sur le pli proximal labial. On reviendra plus loin sur cette question.

Les muscles suivants sont d'origine métatentoriale mais c'est peut-être là une condition secondaire. Selon Das (1937) l'origine tentoriale de tous les muscles prémentaux est un fait caractéristique des larves de Névroptères ; cette affirmation ne se vérifie pas chez les Conioptérygidés où nous venons de signaler un muscle *(prmld)* allant à une région submentale (ou précostale : cf. *infra*).

— Muscle prémento-tentorial antérieur *(prmlTa)* : constitué de deux faisceaux insérés près de la base dorsale antérieure du palpiger, il passe au-dessus de tous les autres muscles labiaux.

— Muscle prémento-tentorial postérieur *(prmlTp)* : il va du pont tentorial à la base du palpiger, latéralement. Il est formé de deux faisceaux musculaires.

— Muscle tentorial antérieur de la baguette *(b3)* : son trajet est oblique : du métatentorium à la face latérale antérieure de la baguette sclérifiée.

— Muscle tentorial postérieur de la baguette *(b5)* : il forme avec son symétrique un pont transverse tendu entre les métatentoria et relié en son milieu à l'extrémité libre de la baguette. Bien que recevant une innervation, il s'agit cependant d'un muscle modifié car sa striation n'est pas visible. Il peut être rapproché du muscle précédent *(b3)*.

— Muscle hypopharyngien de la baguette *(b1)* : si l'on interprète la baguette sclérifiée comme étant le conduit impair des glandes labiales, ce muscle devient, de ce fait, un muscle dorsal des salivaires (*1s* de Snodgrass) car son attache dorsale se fait sur le sclérite hypopharyngien ; nous y reviendrons. Des variations existent fréquemment : un faisceau de même origine que *b1* se dirige latéralement et aboutit à proximité d'un ligament transverse *(lgm)* situé à la limite maxillo-labiale.

Le rôle de cette musculature assez riche est aisé à concevoir. Les seuls points fixes sont le tentorium et la baguette sclérifiée ; cette dernière est maintenue par les muscles tentoriaux *b3* et *b5* et sert d'appui au muscle *b4* qui, en liaison avec le muscle *lplp*, meut le palpe vers le haut, le mouvement inverse étant assuré par la contraction du muscle *prmlTp*. Par son insertion dorsale sur le palpe, le muscle *dplp* peut être considéré comme homodyname au *lplp* avec cependant une composante dirigée vers l'avant. Quant au muscle prémento-tentorial antérieur *(prmlTa)*, il rétracte la partie antérieure du prélabium ; en appliquant la languette contre les stylets et l'épipharynx, il contribue à l'obturation de la cavité cibariale.

3) INNERVATION (fig. 13, 15)

Le nerf labial *(nLb)*, très gros, part ventro-postérieurement du neuropile de la masse sous-œsophagienne et chemine quelque peu dans le cortex. Près de sa sortie, le nerf labial est relié au nerf jugulaire postérieur (fig. 15 : *njugp*) par une anastomose : le nerf jugulaire antérieur *(njuga)*. Le nerf labial envoie ensuite un court rameau latéral destiné

Source : MNHN, Paris

aux faisceaux du muscle *prmtTp* puis un autre, ventral, qui se rend à la soie médiane labiale. Avant de pénétrer dans la cavité du palpiger, le nerf labial se bifurque deux fois ; en premier lieu, une branche importante, mixte, dessert successivement les soies moyenne et latérale, les muscles *b4*, *b3*, *b5* par l'intermédiaire d'une branche récurrente et, finalement, les faisceaux du muscle *prmtTa*. Le nerf issu de la seconde bifurcation est également mixte : un nerf sensoriel allant à la paroi ventro-antérieure du palpiger et une branche motrice qui, dès son départ, envoie un filet nerveux au muscle *b1*. Cette branche motrice innerve la musculature du palpe *(dplp* et *lplp)*. Le nerf labial continue son trajet dans le palpe où il s'épanouit vers les nombreuses soies et vers la plage garnie de sensilles.

Il est possible de distinguer plusieurs groupements dans l'innervation motrice labiale :

a) Liaison nerf labial-nerf jugulaire postérieur.

b) Muscle prémento-tentorial postérieur *(prmtTp)*.

c) Quatre muscles : *b3*, *b4*, *b5* et *prmtTa* desservis par une même branche récurrente. Ce fait est à signaler car il pourrait indiquer que, d'une part, ces muscles sont apparentés et, d'autre part, qu'ils ont subi un déplacement vers l'arrière (nous reviendrons sur cette question importante pour l'interprétation du labium).

d) Muscles du palpe et muscle *b1*.
L'innervation du muscle *prmtd* n'a pas été vue.

Remarquons que ces groupements ne sont pas rigides car des variations sont d'observation courante.

Dans le cadre de cette étude du labium il nous faut signaler une paire de cordons cellulaires pleins *(vgl)* partant de l'extrémité postérieure de la baguette sclérifiée ; ils contournent, de chaque côté et ventralement, le nerf labial, remontent latéralement à la masse sous-œsophagienne et se perdent au niveau du tronc trachéen céphalique principal. Cette formation peut être rapprochée d'un reste de conduit pair de glandes labiales, probablement non fonctionnelles.

F. — LE SYSTÈME NERVEUX
(fig. 14, 15, 16)

1) LE CERVEAU *(cerv)*

En raison de la taille relativement réduite de la capsule céphalique, la masse cérébrale, nettement paire, se loge en grande partie dans le prothorax. Cette « microcéphalie » est quelque peu inhabituelle chez les espèces de Névroptères jusqu'ici connues. Chaque moitié du cerveau a la forme d'une pyramide quadrangulaire à angles émoussés ; les lobations correspondant aux différentes parties du cerveau ne sont que très peu marquées ; il est cependant possible de reconnaître une masse

Source : MNHN, Paris

protocérébrale *(s.l.)* dorsale et rejetée vers l'arrière, puis une région antennaire ou deutocérébrale, enfin une portion tritocérébrale dont le prolongement antérieur constitue le tronc nerveux fronto-labral (*TFLm* : nerf labral et racine du ganglion frontal). Les nerfs issus du cerveau sont:

— Le nerf optique *(nopt)* : il dessert les cinq ommatidies ; sa sortie du cerveau est nettement ventrale, ce qui est certainement lié au rejet vers l'arrière de la masse cérébrale ;

— Le nerf antennaire *(nAnt)* : il part du cerveau, d'une région plus dorsale et plus antérieure que le nerf optique ; il se divise en deux branches inégales ; la plus forte, uniquement sensorielle, pénètre dans l'antenne, l'autre innerve les muscles antennaires ; légèrement en avant de cette ramification, le nerf antennaire principal émet un petit rameau destiné aux soies supra-antennaires *(SsAnt)* ;

— Le tronc fronto-labral se divise en un nerf labral et en une racine du ganglion frontal ;

— Le nerf labral *(nLm)* : il innerve typiquement les soies clypéo-labrales. Accolée à sa portion subterminale, une masse cellulaire *(oEphy)* de forme allongée aboutit à la paroi épipharyngienne en avant de l'attache du muscle *dlcb1* ; nous n'avons pas observé d'organes sensoriels différenciés à ce niveau. Nous n'entrerons pas dans le détail des innervations des soies clypéo-labrales car les ramifications sont très variables ; par contre nous signalerons un rameau du nerf labral *(nLms2)* qui se termine dans l'épiderme de la paroi épipharyngienne, près de l'attache du muscle *cplr* ; un autre nerf *(nLms1)* se rend au tégument sous-jacent au nerf labral, latéralement au sclérite épipharyngien et non loin de la terminaison du nerf *nMdleg* (1). Au niveau du départ des bras oraux, le nerf labral se renfle légèrement et il émet un nerf passant sous le sclérite hypopharyngien ; ce nerf (et son symétrique) pénètre dans une masse bilobée formée de quelques grosses cellules entourées de cellules plus petites. Cette masse est munie d'un pédoncule antérieur qui, passant entre les muscles *b1*, la relie à la paroi hypopharyngienne dépigmentée et amincie à ce niveau ; le pédoncule renferme cinq à six canalicules cuticulaires. Il est difficile de savoir, avec la technique de coloration utilisée, s'il s'agit d'organes sensoriels ou d'organes sécréteurs. Il faut cependant souligner l'origine dorsale de l'innervation de ces organes situés dans l'hypopharynx (pl. II C).

2) LE SYSTÈME DU GANGLION FRONTAL *(GF)*

Le ganglion frontal a une forme pyramidale, son extrémité postérieure se continue par le nerf récurrent *(nrec)*. Il est logé en arrière des prétentorinas et sépare les dilatateurs cibariaux des dilatateurs pharyngiens *(s.l.)*. Le nerf récurrent suit la paroi supérieure du pharynx au-dessus de la couche musculaire circulaire ; il passe sous la commissure intercérébrale et rejoint le complexe hypocérébral. Il n'y a pas de *nervus*

(1) Dans cette étude nous nous bornerons à décrire la position des nerfs sans tenir compte de leur composition ni du trajet de l'influx nerveux dans les fibres.

Source : MNHN, Paris

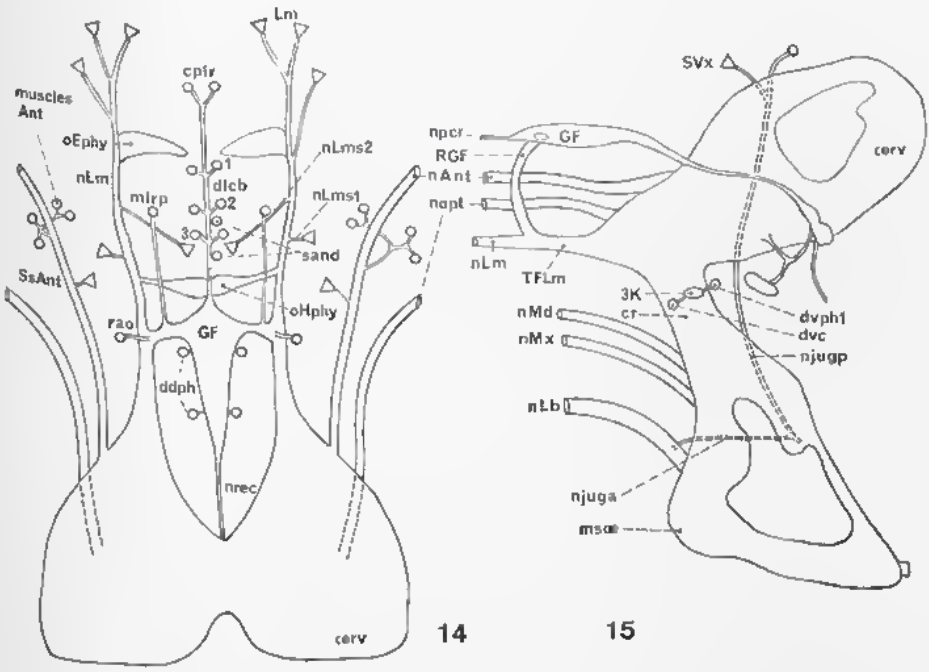


FIG. 14. *Coniopteryx pygmaea.* Vue dorsale du cerveau et des nerfs qui en sont issus.

FIG. 15. — *Coniopteryx pygmaea.* Vue interne de la moitié droite des centres nerveux céphaliques et des nerfs qui en sont issus.

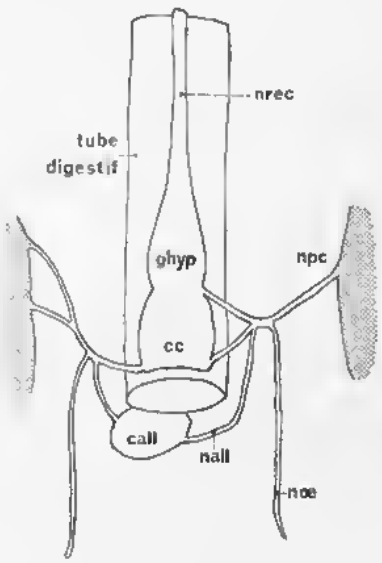


FIG. 16. — *Coniopteryx pygmaea.* Complexe hypocérébral en vue dorsale. L'asymétrie indique la variation des llalsons. Le cerveau est en grisé.

Source : MNHN, Paris

connectivus. Le nerf procurrent *(npcr)*, partant de l'avant du ganglion frontal, est typiquement impair mais il peut se bifurquer en une branche ventrale innervant le muscle *cplr* et en une branche dorsale desservant les dilatateurs dorsaux du cibarium et les premiers semi-annulaires dorsaux. Il n'y a pas d'anastomose avec le nerf labral (comme cela existe chez *Chauliodes*, selon Maki, 1936). La racine du ganglion frontal *(RGF)* passe en avant du muscle *rao* et accompagne le nerf labral (tronc fronto-labral) ; elle émet, sensiblement en son milieu, un petit nerf qui, longeant médialement le prétentorium, innerve le muscle *mlrp* et peut dans certains cas rejoindre le nerf labral au voisinage de l'organe épipharyngien (condition non figurée). Le trajet des nerfs du système clypéo-labral est sujet à variations.

3) LE COMPLEXE HYPOCÉRÉBRAL (fig. 15, 16)

Le ganglion hypocérébral *(ghyp)*, à l'extrémité postérieure du nerf récurrent, est étroitement serré par le tube digestif et les deux masses cérébrales dans un logement à section transverse triangulaire. Les corps cardiaques *(cc)*, surmontés de l'aorte, forment une masse accolée au ganglion hypocérébral. Les corps allates *(call)* sont réunis en un ganglion unique ventral au tube digestif et légèrement rejeté sur le côté. Les connexions entre ces divers ganglions forment de chaque côté un carrefour à quatre ou cinq branches : l'une *(npc)* vient du cerveau, elle peut se diviser (fig. 16), donnant les nerfs paracardiaques de Cazal (interne et externe) ; une autre branche se dirige vers l'arrière, latéralement au tube digestif, c'est le nerf œsophagien *(noe)* ; une troisième se rend ventralement aux corps allates (nerf allate : *nall*) ; des deux autres, l'une est constante et rejoint l'extrémité postérieure des corps cardiaques, l'autre, qui peut ne pas exister, va au ganglion hypocérébral ; il s'agit d'une portion du nerf œsophagien. En somme, mises à part la coalescence des corps allates et leur position ventro-latérale, le complexe hypocérébral présente peu de particularités.

4) LA MASSE SOUS-ŒSOPHAGIENNE *(msoe)*

Logée, comme le cerveau, en grande partie dans le prothorax, la masse sous-œsophagienne n'offre rien de remarquable. Les nerfs appendiculaires cheminent dans le cortex et n'en sortent que très en avant. Les nerfs maxillaires et mandibulaires remontent jusqu'aux cruras et nous avons noté un cas de coalescence de ces nerfs et du tronc fronto-labral, cela étant lié à la position postérieure des masses nerveuses. Les commissures sont peu apparentes ; la masse sous-œsophagienne est réunie au cerveau par les cruras *(cr)* reliés près de leur départ du cerveau par la commissure sous-œsophagienne *(3K)* dite « tritocérébrale ». Celle-ci sépare les muscles ventraux : en avant les dilatateurs ventraux du

Source : MNHN, Paris

cibarium *(dvc)* et en arrière les dilatateurs ventraux pharyngiens *(dvph)* ; elle innerve les muscles *dvc* et les plus antérieurs des muscles *dvph* ; l'innervation des postérieurs n'a pas été vue.

Partant de chaque côté et dorsalement de la masse sous-œsophagienne un nerf, que nous avons nommé nerf jugulaire postérieur (fig. 15 : *njugp*), passe en arrière du tentorium, longe latéralement le cerveau et innerve les soies du vertex et des muscles longitudinaux dorsaux, moteurs de la tête. Peu après sa sortie de la masse sous-œsophagienne, il reçoit une branche anastomotique (nerf jugulaire antérieur : *njuga*) issu du nerf labial.

G. — LE SYSTÈME TRACHÉEN

Nous ne nous sommes pas proposé l'étude de la trachéation céphalique, qui ne nous apporterait sans doute pas de renseignement d'ordre morphologique ; néanmoins, nous avons pu suivre le trajet de certains troncs trachéens visibles sur nos coupes. Un fort tronc trachéen venant du premier stigmate s'unit à son symétrique, légèrement en arrière du pont tentorial ; de chaque côté, il envoie des ramifications au cerveau (l'une d'elle entre en même temps que le nerf paracardiaque), à la masse sous-œsophagienne et une forte trachée pénètre dans la cavité céphalique où elle se ramifie en donnant successivement des trachées au labium, à la maxille, à la mandibule, à l'antenne et au clypéo-labre. Rappelons que la trachée maxillaire est suivie par un filet nerveux *(ntrMx)*. Ce schéma de la trachéation de *Coniopteryx* est valable pour les autres larves de Planipennes étudiées ; nous n'y reviendrons pas.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE II

LA LARVE DE SEMIDALIS ALEURODIFORMIS (Stephens)

Au troisième et dernier stade de *Semidalis aleurodiformis* (fig. 17), la larve est légèrement plus élancée que celle de *Coniopteryx* ; elle se rencontre dans les mêmes biotopes et aux mêmes époques de l'année mais s'en distingue aisément par sa teinte noire parsemée de taches blanches, probablement dues à des urates et dont l'importance et la disposition varie considérablement d'un individu à l'autre.

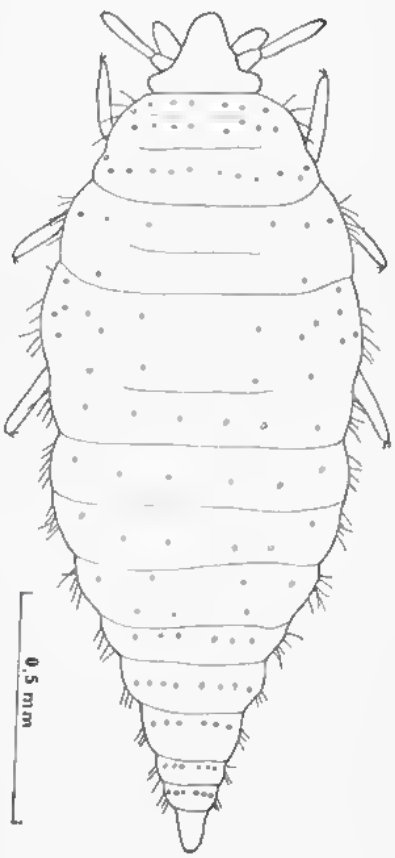


FIG. 17. — *Semidalis aleurodiformis* Vue dorsale de la larve.

Source : MNHN, Paris

DISTINCTION DE *S. aleurodiformis* (Stephens) DE *S. curtisiana* Enderlein.

Les élevages de larves de *Semidalis* nous ont donné des imagos présentant indifféremment une nervulation du type « *aleurodiformis* » ou « *curtisiana* ». Rien ne nous permet de distinguer les larves et, jusqu'à preuve du contraire, nous suivrons KILLINGTON (1937) en faisant de *curtisiana* une forme de *S. aleurodiformis*.

A. — LA CAPSULE CÉPHALIQUE
(fig. 18 à 22)

I) LES AIRES ET LES SUTURES

La tête de la larve de *Semidalis* offre beaucoup d'analogies avec celle de *Coniopteryx*. La forme générale est la même sauf dans la région apicale où le clypéo-labre se rétrécit plus brusquement en avant des antennes ; ces dernières sont plus médianes. La capsule céphalique s'élargit au niveau des ommatidies ; celles-ci, au nombre de quatre de chaque côté (au lieu de cinq chez *Coniopteryx*), sont disposées en croix. Les prétentorinas *(pta)* sont situés assez en arrière sur le crâne ; la suture épistomienne *(sep)* apparaît comme une zone déprimée réunissant les prétentorinas ; elle se prolonge vers l'avant par un épaississement cuticulaire devenant de plus en plus faible et passant en avant de l'antenne jusqu'à la marge mandibulaire dorsale ; cet épaississement correspond à la suture clypéo-génale (fig. 20 : *sClpge*) décrite chez *Coniopteryx*. Les sutures frontales et la suture coronale ne sont pas visibles. Le labre ne peut être distingué du clypéus. L'arrière de la tête est bordé latéralement par un renforcement sclérifié : le bourrelet postoccipital *(bpoc)* sur lequel s'attachent des muscles mandibulaires et maxillaires. Comme chez *Coniopteryx*, un repli prothoracique recouvre la tête jusqu'au niveau des ommatidies.

En raison de l'absence des sutures typiques, les limites seront indiquées d'après la chétotaxie et les attaches musculaires.

La chétotaxie clypéo-labrale de *Semidalis* est différente de celle rencontrée chez *Coniopteryx*. Trois soies labrales existent de chaque côté ; en arrière, il n'y a qu'une soie impaire (au lieu de deux) qui doit correspondre à la plus postérieure de *Coniopteryx* et deux soies de chaque côté. Proximalement sont successivement insérées six soies et, au niveau de l'attache des faisceaux dilatateurs du cibarium, une paire de soies. Il n'y a évidemment pas lieu de chercher des homologies entre les soies de ces deux genres. Le mode d'innervation ne nous permet aucune distinction entre les soies labrales et clypéales. L'aire d'insertion du muscle compresseur du labre *(cplr)* indique un domaine labral ; le clypéus est signalé par les attaches des faisceaux *dlcb1-2-3*. Entre l'antenne et la suture clypéo-génale sont insérées quatre soies *(SsAnt)* dont une est plus longue ; elles sont desservies par le nerf antennaire. Les muscles

Source : MNHN, Paris

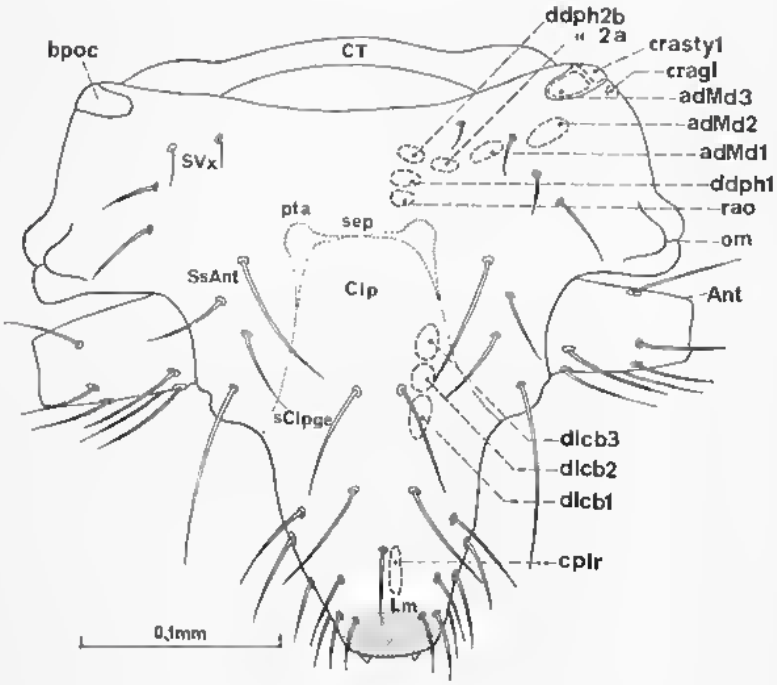


FIG. 18. — *Semidalis aleurodiformis*. Vue dorsale de la tête. Deuxièmes articles de l'antenne et palpes labiaux non représentés.

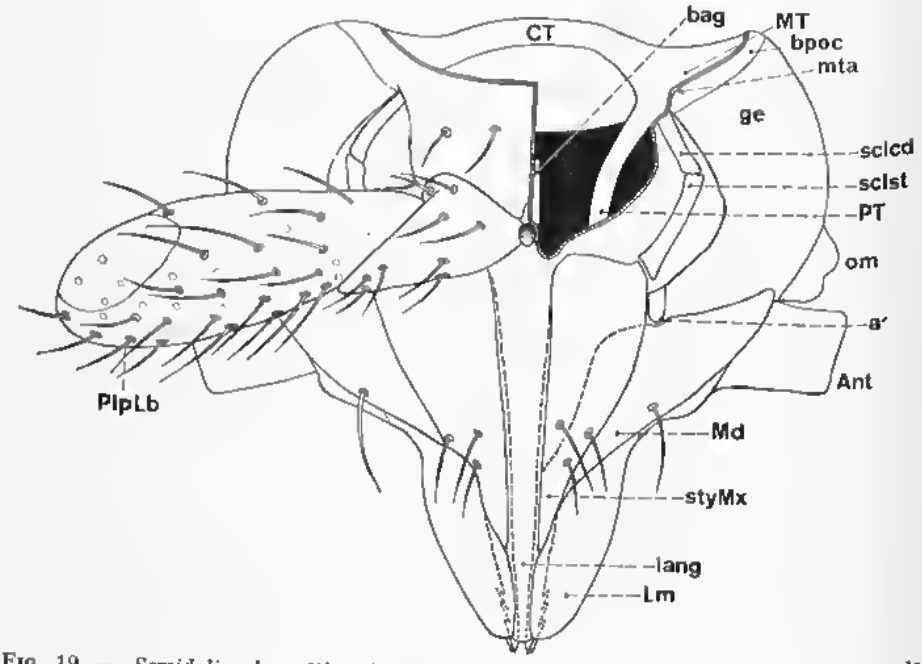


FIG. 19. — *Semidalis aleurodiformis*. Vue ventrale de la tête. Deuxièmes articles de l'antenne non figurés, labium sectionné à droite.

Source : MNHN, Paris

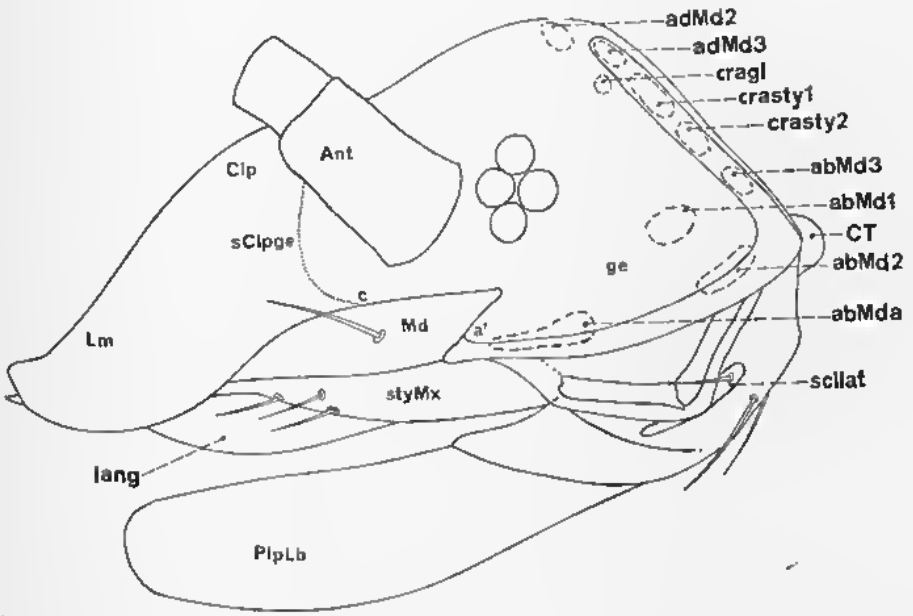


FIG. 20. — *Semidalis aleurodiformis*. Vue latérale de la tête. Second article de l'antenne sectionné, chétotaxie du crâne et du palpe labial non représentée.

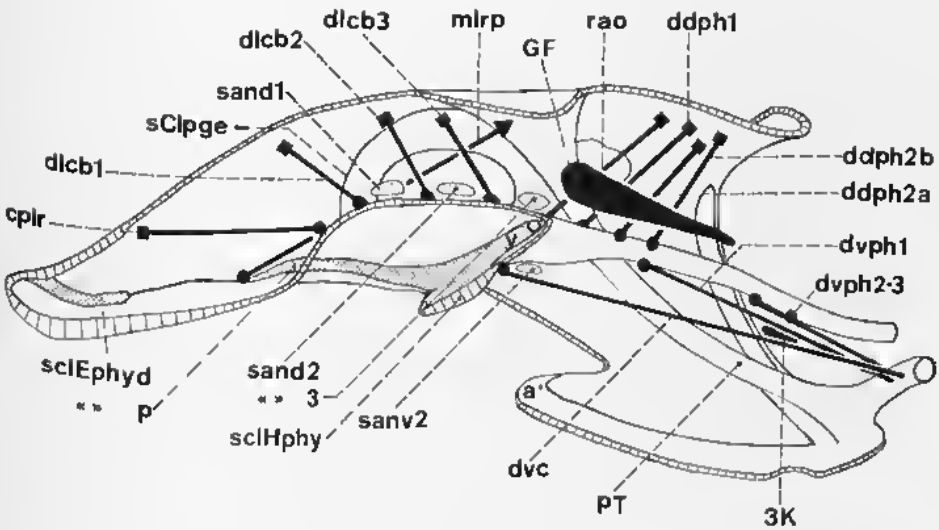


FIG. 21. — *Semidalis aleurodiformis*. Coupe sagittale de la capsule céphalique. Musculature clypéo-labrale et pharyngienne (au sens large).

Source : MNHN, Paris

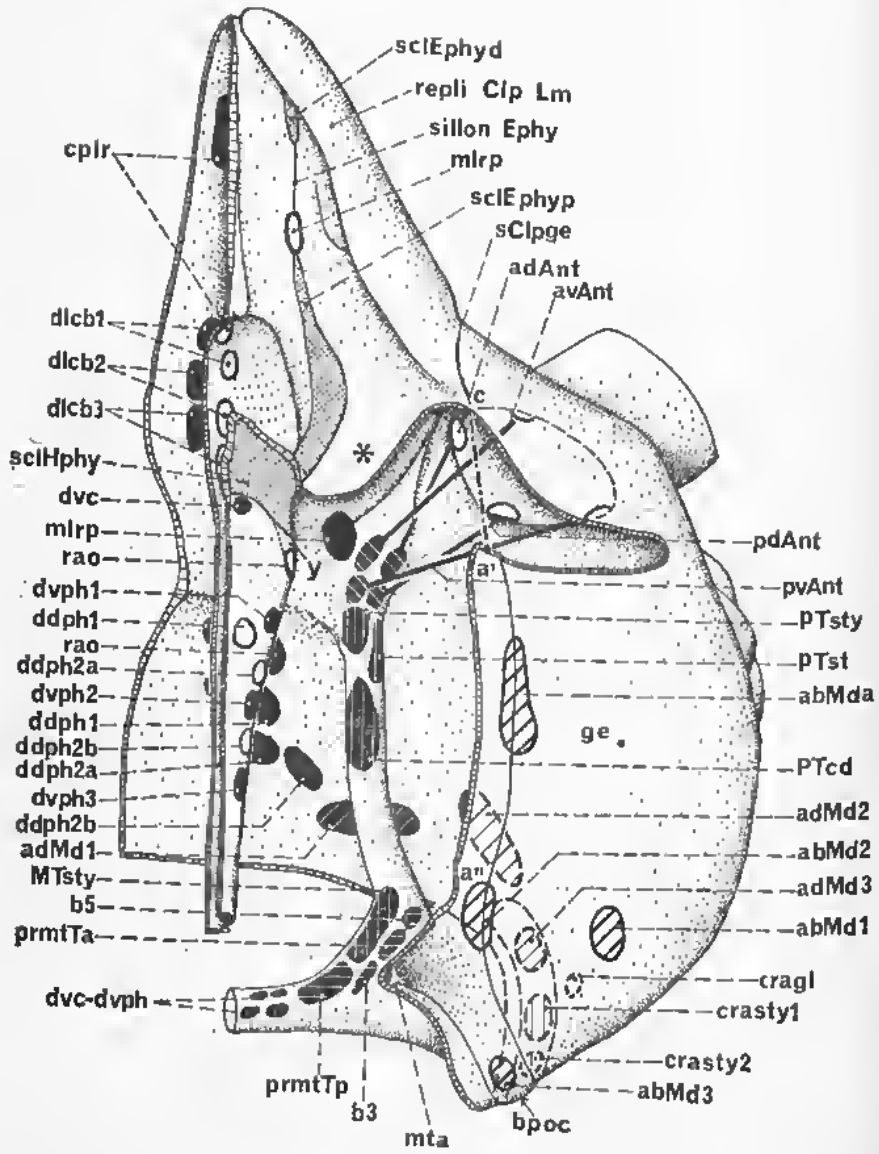


FIG. 22. — *Semidalis aleurodiformis.* Vue ventrale du côté gauche de la capsule céphalique. La section sagittale est vue en perspective (les conventions sont les mêmes que celles de la figure 6).

dorsaux pharyngiens ont leurs attaches groupées en arrière des prétentorinas. Les attaches des muscles mandibulaires *adMd1-2* encadrent les soies du vertex *(SVx)*.

La géna *(ge)* s'étend latéro-ventralement aux ommatidies et est limitée en arrière par le bourrelet postoccipital *(bpoc)*. Le cadre oral sert d'appui à la mandibule et à la maxille (articulation cardinale). La base latérale du stylet mandibulaire pénètre, comme chez *Coniopteryx*, sous l'antenne, dans la capsule céphalique.

Source : MNHN, Paris

2) LE TENTORIUM (fig. 19, 21, 22)

Mis à part le recul des prétentorinas sur la capsule céphalique, la forme du tentorium de *Semidalis* ne diffère pas de celle du tentorium de *Coniopteryx*. Les métatentoria *(MT)* sont presque nuls ; la région de jonction du prétentorium et du pont tentorial donne attache aux muscles *MTsty* (maxillaire), *b5*, *prmTa* et *b3* (labiaux) ; le pont tentorial reçoit latéralement le muscle *prmTp* et médialement les dilatateurs ventraux *dvc* et *dvph*. Le tentorium antérieur *(PT)* donne attache, dans sa région moyenne, aux muscles maxillaires *PTcd*, *PTst* et *PTsty* et, près des prétentorinas, aux muscles antennaires et au muscle labral postérieur *(mlrp)*.

B. — L'ANTENNE
(fig. 23)

L'antenne de *Semidalis* a la même position sur la capsule céphalique que celle de *Coniopteryx*, toutefois un peu plus en retrait par rapport aux ommatidies. Il n'y a pas d'articulation différenciée. Les deux articles qui la composent (de longueurs respectives 0,08 et 0,20 mm) portent des soies plus courtes que dans le genre précédent, sauf la soie terminale qui est également grande ; leur nombre peut varier ; il est en général de 8 (et trois organes placoïdes) sur l'article basal et d'environ 24 sur l'article distal.

Musculature et innervation (fig. 22, 29).

Musculature et innervation sont semblables à celles décrites chez *Coniopteryx*. Les quatre muscles, originaires de la base du prétentorium, s'insèrent à la base du scape en se croisant légèrement : le muscle antéro-dorsal *(adAnt)* a son attache tentoriale légèrement en arrière de celle du muscle antéro-ventral *(avAnt)* et celle du postéro-ventral *(pvAnt)*

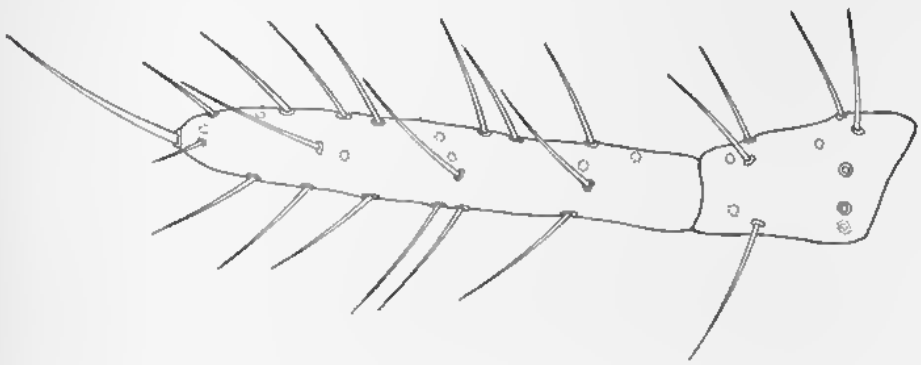


Fig. 23. — *Semidalis aleurodiformis*. Vue dorsale de l'antenne, les doubles cercles représentent les organes placoïdes.

Source : MNHN, Paris

un peu en avant de celle du postéro-dorsal *(pdAnt)*. Après avoir desservi les soies céphaliques supra-antennaires *(SsAnt)*, le nerf antennaire émet un rameau destiné aux muscles antennaires ; le tronc nerveux principal pénètre ensuite dans l'antenne.

C. — CAVITÉ CIBARIALE ET PHARYNX

1) ÉLÉMENTS SQUELETTIQUES

Chez *Coniopteryx* nous avons noté que l'épipharynx présentait une forte évagination médiane séparant les stylets ; chez *Semidalis*, les stylets se touchent sur la ligne médiane et l'épipharynx ne présente qu'une légère crête commençant à quelque distance de l'apex et disparaissant en avant de la cavité cibariale ; les marges du clypéo-labre enveloppent les stylets latéralement et, à l'apex, se rejoignent presque ventralement (fig. 19). L'aire pigmentée labrale apicale (fig. 18) se continue sur l'épipharynx au fond de chaque gouttière par une sclérification : le sclérite épipharyngien distal (fig. 21, 22 : *sclEphyd*) ; lui font suite, en direction postérieure, d'abord une profonde invagination (le tégument voisin de cette invagination est épais et les cellules semblent avoir un rôle particulier, peut-être sécréteur), puis une sclérification allongée, le sclérite épipharyngien proximal *(sclEphyp)*, qui est soudé à la marge latéro-dorsale du sclérite hypopharyngien (fig. 21). Le muscle labral postérieur *(mlrp)* s'insère à l'apex de ce sclérite épipharyngien.

Les canaux alimentaires ménagés entre les stylets s'ouvrent, de chaque côté, dans la cavité cibariale située entre les sclérites épipharyngiens proximaux. Le sclérite hypopharyngien semi-annulaire *(sclHphy)* situé à la face dorsale de la languette constitue le plancher de la cavité cibariale ; il présente une zone médiane claire de forme circulaire (fig. 28 : *oHphy*) où aboutissent quatre cellules (sensorielles ou glandulaires ?). Les flancs de ce sclérite ferment latéralement la cavité cibariale et se prolongent dorso-postérieurement par les bras oraux (fig. 21-22 : *y*) ; le tégument dorsal compris entre ces bras donne attache à des muscles cibariaux ; il est donc épipharyngien et, comme chez *Coniopteryx*, la cavité ainsi délimitée peut être considérée comme un prépharynx. Le pharynx n'offre aucune particularité notable.

2) MUSCULATURE (fig. 18, 21, 22)

a) **Musculature clypéo-labrale**

— Muscle compresseur du labre *(cplr)*.

Il vient de la région antérieure sclérifiée du labre et s'insère sur l'épipharynx au début de la cavité cibariale. Il est innervé par le nerf procurrent.

Source : MNHN, Paris

— Muscle dilatateur du cibarium *(dlcb1-2-3)*.

Deux faisceaux ont des origines latérales à la soie paire ; l'attache cibariale du premier est plus postérieure que celle de son homologue chez *Coniopteryx* où elle se fait légèrement en avant et latéralement au muscle *cplr* ; le second *(dlcb2)* s'insère en arrière du faisceau précédent. Le troisième faisceau a même orientation mais son origine et son insertion sont décalées vers l'arrière. Ces trois faisceaux sont desservis par le nerf procurrent.

— Muscle labral postérieur *(mlrp)*.

Nous avons déjà indiqué son insertion, à l'apex du sclérite épipharyngien proximal ; son origine, située sur le tentorium près des prétentorinas, appelle les mêmes remarques que chez *Coniopteryx* ; par contre son innervation par un nerf originaire de la racine du ganglion frontal semble moins sujette à variations.

b) **Musculature pharyngienne** (*s.l.*)

— Muscle rétracteur de l'angle oral *(rao)*.

Il va de l'extrémité du bras oral *(y)* à la capsule céphalique, en arrière des prétentorinas. Il passe postérieuremcnt à la racine du ganglion frontal. Ce muscle est innervé par un rameau partant de la jonction du nerf labral et de la racine du ganglion frontal.

— Muscles pharyngiens dorsaux *(ddph1-2a, b)*.

Pour la même raison que chez *Coniopteryx* on peut distinguer un muscle antérieur *(ddph1)* dont l'attache se fait médialement sur le pharynx alors que les deux faisceaux suivants *(ddph2a, b)* s'insèrent latéralement sur le pharynx. Tous viennent de la capsule céphalique, en arrière du *rao*. Le premier est homologue au *1dlphy* de Snodgrass, les suivants correspondent au *2dlphy* (il n'y a, chez *Semidalis*, que deux faisceaux musculaires).

Les muscles ventraux sont tous originaires du pont tentorial.

— Muscle dilatateur ventral du cibarium *(dvc)*.

Il passe ventralement à la commissure *3K* par laquelle il est innervé et s'insère, médialemcnt, en arrière du sclérite semi-annulaire hypopharyngien.

— Muscles dilatateurs ventraux du pharynx *(dvph1-2-3)*.

Ils sont plus postérieurs que chez *Coniopteryx* : le premier *(dvph1)* s'insère au niveau du dernier dilatateur dorsal sur la crête latéro-ventrale du pharynx (et non médialement) ; les deux autres, plus petits, se détachent du pharynx sensiblement au niveau de la commissure *3K*. L'innervation du faisceau *dvph1* n'a pas été vue ; celles des faisceaux *dvph2-3* semble être assurée par un nerf issu du cerveau.

Source : MNHN, Paris

— Musculature semi-annulaire.

Les muscles semi-annulaires dorsaux présentent la même disposition que chez *Coniopteryx* : le premier *(sand1)* relie les sclérites épipharyngiens proximaux entre les faisceaux 1 et 2 du muscle *dlcb* ; le second *(sand2)* est entre *dlcb2* et *3* ; le troisième est tendu entre les bras oraux, en avant du *rao*. Il en va différemment pour le semi-annulaire ventral qui, reliant ventralement les bras oraux, est, chez *Semidalis*, postérieur au dilatateur ventral du cibarium *(dvc)*, aussi l'avons-nous noté *sanv2*. Nous ne pensons pas cependant qu'il faille attribuer une grande importance à la disposition de la musculature semi-annulaire.

— Musculature annulaire.

Les fibres annulaires commencent en arrière des bras oraux où elles prennent le relais de la musculature semi-annulaire ; puissante au début du pharynx, la musculature annulaire diminue progressivement d'importance vers l'arrière et est à peu prés nulle au-delà du niveau du pont tentorial.

D. — LES STYLETS

Formes, dimensions et rapports des stylets de la larve de *Semidalis* sont semblables à ceux de la larve de *Coniopteryx* aussi serons-nous bref dans leurs descriptions.

1) LA MANDIBULE (fig. 19, 20, 24 et 26)

a) Éléments squelettiques

Le stylet mandibulaire comporte une base large munie latéralement d'une longue soie ; son bord ventral est très sclérifié et s'articule sensiblement en son milieu avec l'extrémité du cadre oral ; de part et d'autre de cette articulation s'insèrent, médialement, le tendon des faisceaux adducteurs et, latéralement, celui des abducteurs. Le stylet, sous l'action des muscles antagonistes, pivote autour d'un axe sensiblement dorso-ventral en s'appuyant sur l'extrémité du cadre oral, ce qui constitue l'articulation primaire de la mandibule *(a')* ; l'articulation secondaire *(c)* n'est pas plus marquée que chez *Coniopteryx*, elle a sa place sous l'antenne à l'aboutissement de la suture clypéo-génale *(sClpge)* tant du point de vue morphologique que fonctionnel. La partie distale du stylet est très effilée et creusée d'une gouttière ventrale asymétrique *(goMd)* dont le bord externe, épais, porte la coaptation mandibulo-maxillaire *(coMdMx)*.

Source : MNHN, Paris

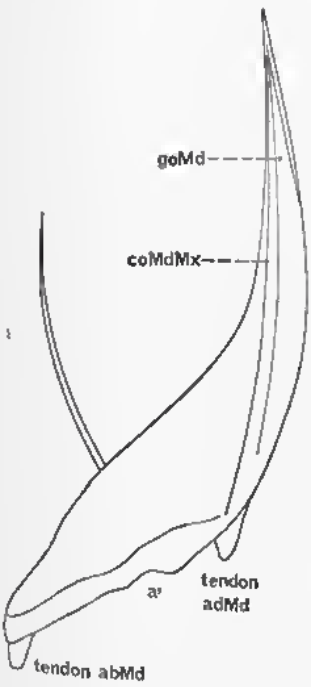


Fig. 24. — *Semidalis aleurodiformis.* Mandibule droite en vue ventrale.

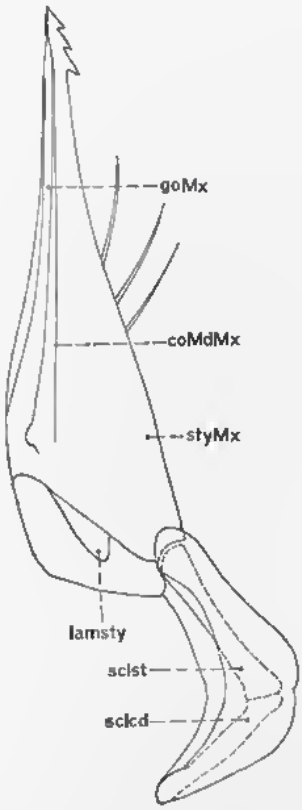


Fig. 25. — *Semidalis aleurodiformis.* Maxille droite en vue dorsale.

b) **Musculature**

Muscles abducteurs.

L'insertion du muscle abducteur antérieur *(abMda)* est plus proche du tendon des faisceaux abducteurs principaux que chez *Coniopteryx*, ce qui renforce les liens de parenté de ces muscles ; son attache céphalique se fait sur le cadre oral et la région génale voisine, prés de l'articulation mandibulaire *a'*. Trois faisceaux musculaires divergent du fort tendon latéral de la mandibule ; l'un *(abMd2)* est originaire du cadre oral, non loin des métatentorinas ; le second *(abMd1)* est plus latéral et le troisième vient du bourrelet postoccipital, ventralement au muscle maxillaire *crasty2*, c'est le faisceau *abMd3*.

Muscles adducteurs *(adMd)*.

Un puissant tendon rattache les faisceaux adducteurs à la base médiane du stylet mandibulaire. Ces faisceaux viennent du vertex,

Source : MNHN, Paris

médialement *(adMd1)*, latéralement *(adMd2)* et de l'extrémité dorsale du bourrelet postoccipital *(adMd3)*.

c) **Innervation** (fig. 26, 30)

Le nerf mandibulaire *(nMd)* sort de la masse sous-œsophagienne au niveau des cruras ; il accompagne le nerf maxillaire sur une assez grande longueur. Il se divise en deux branches d'égale importance ; l'une, se dirigeant d'abord latéralement puis vers l'arrière, donne successivement :

— Un nerf qui longe le tendon des faisceaux adducteurs et les innerve distalement ;

— Une anastomose avec le nerf maxillaire *(anMdMx)* ;

— Un nerf passant dorsalement à la glande « céphalique » et desservant les faisceaux abducteurs.

La seconde branche se renfle et de cet épaississement pourvu de noyaux *(ggMd)* partent d'abord deux nerfs qui se rendent au tégument de la base du stylet, puis le nerf sensoriel du stylet et enfin un rameau *(nMdteg)* se terminant dans l'épiderme situé entre la marge du stylet et le point de jonction des sclérites épipharyngien et hypopharyngien (astérisque, fig. 22) ; une fine ramification du nerf labral aboutit au tégument non loin du *nMdteg*. En raison de la proximité de ces deux terminaisons, nous avions primitivement cru à une liaison entre les systèmes nerveux mandibulaire et labral mais l'examen de coupes d'orientation favorable nous a montré qu'il n'en était rien ; il n'y a que des relations de contiguïté (cf. p. 144).

2) LA MAXILLE (fig. 19, 20, 25, 27)

a) **Éléments squelettiques**

La maxille de *Semidalis* se compose de deux parties :

— Une pièce stipito-cardinale dont la paroi ventrale est renforcée par un sclérite subdivisé en une portion basale cardinale *(sclcd)* qui s'articule avec le cadre oral, non loin des métatentorinas et en une portion stipitale *(sclst)* qui s'articule avec la base latérale du stylet.

— Un stylet *(stylMx)* qui s'effile plus rapidement que celui de *Coniopteryx* ; trois soies latérales s'insèrent sensiblement en son milieu et son apex est muni de trois dents récurrentes. La gouttière *(goMx)*, le système de coaptation mandibulo-maxillaire *(coMdMx)*, le canal interne du stylet *(castyl)* et la lame dorsale du stylet *(lamstyl)* sont semblables à ceux décrits chez *Coniopteryx*.

Source : MNHN, Paris

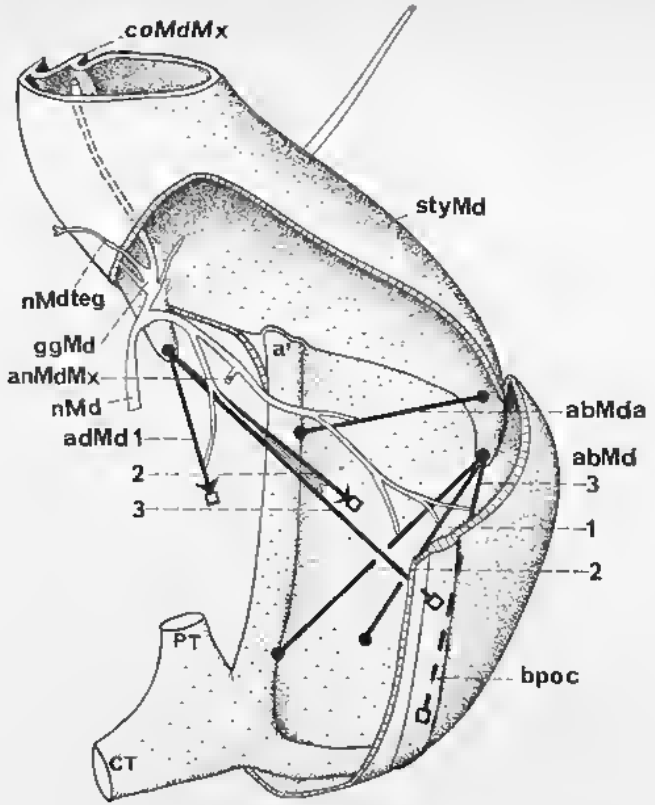


FIG. 26. — *Semidalis aleurodiformis*. Musculature et innervation mandibulaires (vue dorsale).

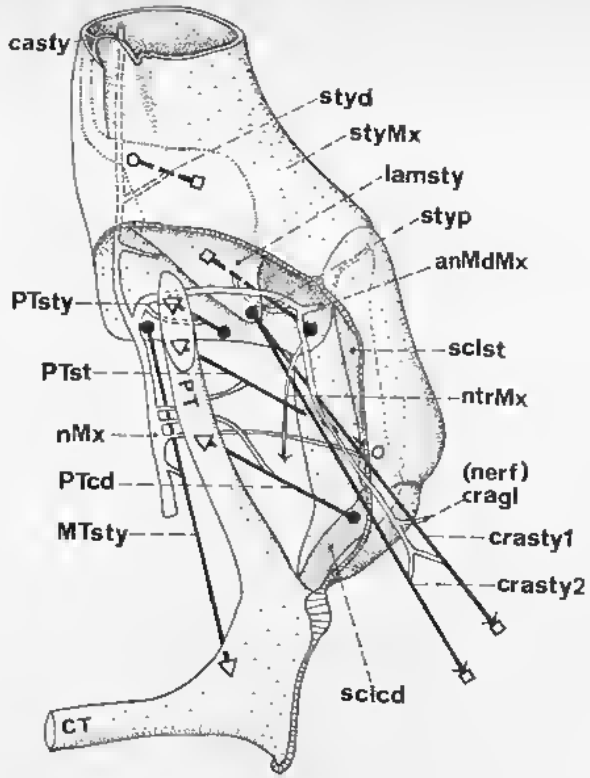


FIG. 27. — *Semidalis aleurodiformis*. Musculature et innervation maxillaires (vue dorsale).

Source : MNHN, Paris

b) **Musculature** (fig. 18, 20, 22, 27)

Musculature intrinsèque du stylet.

— Muscle distal du stylet *(styd)* : il va de la paroi dorsale du stylet (au début de la lame dorsale) à la paroi ventrale du stylet. Certains spécimens présentent en outre un petit faisceau détaché de ce muscle dont l'attache se fait médio-dorsalement au voisinage de la glande médiane du stylet.

— Muscle proximal du stylet *(styp)* : il est tendu entre la face ventrale de la lame dorsale et la marge ventro-latérale du stylet, légèrement en avant de l'insertion du muscle labial prémental dorsal *(prmld)*.

Musculature extrinsèque.

— Muscle prétentorial du stylet *(PTsty)* : il est formé de deux faisceaux (groupés sur la figure 27) venant du prétentorium et allant à la base ventrale du stylet. Chez *Semidalis* ce muscle est d'insertion plus médiane que le précédent *(styp)* alors que chez *Coniopteryx* c'est l'inverse. Ces faisceaux musculaires ont une orientation sensiblement dorso-ventrale.

— Muscle métatentorial du stylet *(MTsty)* : d'insertion postéro-médiane proche de celle du précédent, les deux faisceaux de ce muscle se dirigent longitudinalement vers l'arrière de la tête et s'attachent sur le métatentorium au niveau du départ du pont tentorial.

— Muscle crânien du stylet *(crasty1-2)* : venant de l'extrémité de la lame dorsale du stylet, deux faisceaux musculaires traversent en oblique la cavité céphalique et s'attachent sur le bourrelet postoccipital, l'un *(crasty1)* étant plus dorsal que l'autre *(crasty2)*, entre les muscles mandibulaires *abMd3* et *adMd3*.

Musculature tentoriale stipito-cardinale.

Du prétentorium partent deux forts muscles dont les insertions se font l'une sur le sclérite cardinal *(PTcd)* l'autre sur le sclérite stipital *(PTst)*.

Muscle crânio-glandulaire (*cragl*, fig. 20).

Quelques fibres musculaires relient l'extrémité de la glande « céphalique » *(cf. infra)* à la paroi crânienne, en avant de l'attache du muscle *crasty1*.

c) **Innervation** (fig. 27, 30)

Peu après sa sortie de la masse sous-œsophagienne, le nerf maxillaire *(nMx)* dessert le muscle métatentorial du stylet *(MTsty)*, la musculature tentoriale stipito-cardinale *(PTst* et *PTcd)* et envoie un rameau

Source : MNHN, Paris

au tégument stipito-cardinal. Au niveau de la base du stylet, le nerf maxillaire se bifurque, la branche ventrale pénètre dans le stylet, émet un nerf se terminant contre le tégument dorso-médian de la base du stylet, près de la naissance du tendon des adducteurs mandibulaires ; la limite mandibulo-maxillaire passe donc trés près de ce tendon ; le nerf maxillaire, situé à l'intérieur du stylet, innerve ensuite le muscle *styd* et s'épanouit au voisinage des soies latérales. La branche dorsale, après avoir innervé le muscle prétentorial du stylet *(PTsty)* et le muscle proximal du stylet *(styp)*, prend une direction récurrente au niveau de l'anastomose avec le nerf mandibulaire *(anMdMx)* ; un rameau s'en détache et suit le tronc trachéen maxillaire contre lequel on le perd ; la branche récurrente se termine aux plaques motrices des faisceaux crâniens du stylet *(crasty1-2)* aprés avoir émis un nerf destiné aux fibres du muscle *cragl*.

d) Système glandulaire

Les deux glandes internes du stylet (glande médiane et glande latérale) existent chez *Semidalis* mais nous n'avons pas pu observer de communication entre la cavité de la glande latérale et celle de la lame dorsale du stylet.

Une glande, absente chez *Coniopteryx*, est largement développée dans la cavité céphalique, d'où son nom : glande « céphalique ». Elle se présente sous une forme tubuleuse à intima chitineuse ; elle débouche au fond du sillon séparant la mandibule de la maxille, non loin de l'articulation de la mandibule et du cadre oral. Nous avons vu qu'un petit muscle *(cragl)* rattache cette glande à la capsule céphalique. Son appartenance métamérique sera discutée ultérieurement.

E. — LE LABIUM

1) ÉLÉMENTS SQUELETTIQUES (fig. 19, 20, 28)

Le labium de *Semidalis* présente peu de différences par rapport à celui de *Coniopteryx* ; elles portent sur :

— La position ventro-interne de l'aire garnie de sensilles de l'article du palpe ; les soies sont plus régulièrement réparties (chez *Coniopteryx* la majorité des soies sont situées sur la face dorsale) ;

— La forme du palpiger qui est un tronc de cône coupé obliquement (son bord antérieur est plus grand que son bord postérieur) ;

— L'allongement du sclérite latéral (fig. 28 : *scllat*) ;

Source : MNHN, Paris

— La longueur de la languette, celle-ci atteignant l'extrémité du labre ;

— Un léger raccourcissement de la baguette sclérifiée (fig. 28 : *bag*).

2) MUSCULATURE (fig. 22, 28)

Deux muscles sont insérés sur la marge dorsale du palpe ; l'un *(dplp)*, ventral et puissant, vient de la région médiane du prélabium près de l'attache de la baguette ; l'autre *(lplp)*, dorsal et plus grêle, est originaire de la marge dorsale du palpiger.

Le muscle latéral de la baguette *(b4)* est analogue à celui de *Coniopteryx* ; par contre le muscle prémental dorsal *(prmtd)* s'attache plus en avant, sur le versant ventral du pli ; son origine, relativement latérale,

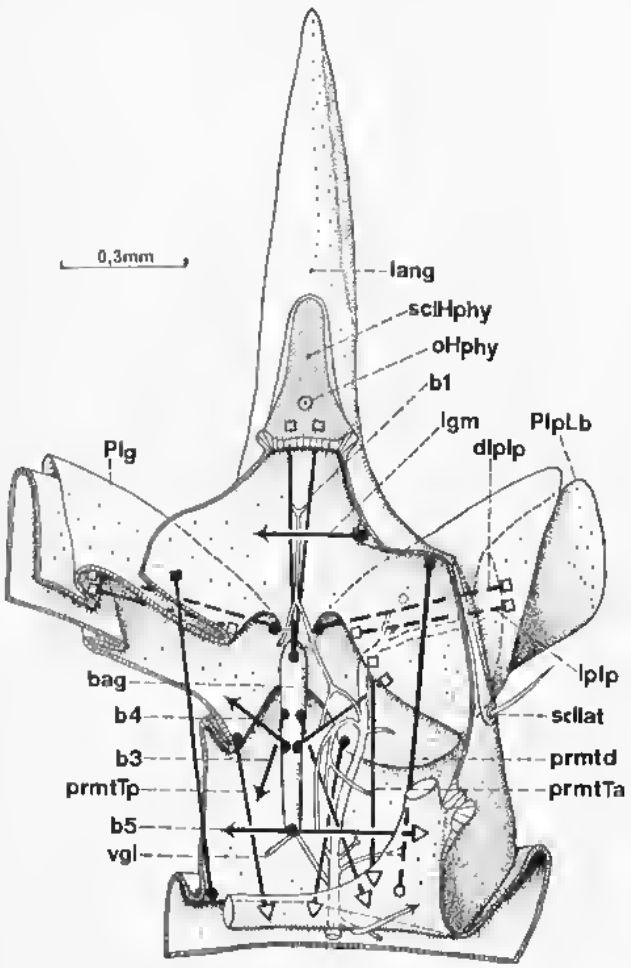


FIG. 28. — *Semidalis aleurodiformis*. Musculature et innervation labiales (vue dorsale). Les plis tégumentaires sont indiqués par la section d'une partie du côté gauche du labium.

Source : MNHN, Paris

se place sur la marge postérieure du labium mais est nettement séparée des faisceaux longitudinaux ventraux. Une formation ligamentaire *(lgm)* transverse est tendue de part et d'autre, à la limite maxillo-labiale.

Le muscle prémento-tentorial antérieur *(prmtTa)* ne possède, chez *Semidalis*, qu'un seul faisceau ayant son insertion sur le bord dorsal du palpiger au voisinage du muscle *lplp* ; son origine est métatentoriale.

Partant assez médialement du pont tentorial, les deux faisceaux du muscle prémento-tentorial postérieur *(prmtTp)* se rendent à la base ventrale du palpiger.

Les muscles tentoriaux de la baguette *(b3* et *b5)* n'offrent rien de particulier si ce n'est la position plus médiane sur le pont tentorial du muscle *b3*.

Deux petits faisceaux *(b1)* originaires du sclérite hypopharyngien, en arrière de l'organe sensoriel *(oHphy)*, convergent avec leurs symétriques sur la baguette en passant sous le ligament transverse *(lgm)*.

3) INNERVATION (fig. 28, 30)

Les groupements d'innervation sont (en direction centrifuge) :

Le nerf jugulaire *(njug a + p)* mixte : moteur (musculature collaire dorsale) et sensoriel (soies du vertex, *SVx*). Nous n'avons pas pu observer de liaison entre le nerf jugulaire et la région postéro-dorsale de la masse sous-œsophagienne.

Le nerf desservant les soies ventrales labiales et les muscles *prmtTp* et *prmtd*.

Un rameau passant entre les muscles *prmtTa* et *b3* qui se résout en :

— Une branche destinée au muscle *b1* (elle rejoint sa symétrique au-dessus de la baguette) ;

— Une branche pour le muscle *b4* ;

— Une branche légèrement récurrente desservant les muscles *b3*, *b5* et *prmtTa* ;

— Un filet nerveux qui se perd contre le tronc trachéen labial (nous ne savons pas s'il se continue jusqu'à la soie latérale).

Les fibres motrices des muscles du palpe *(lplp* et *dplp)*.

Le nerf labial, encore de fort calibre, continue son trajet dans le palpe ; il est alors uniquement sensoriel.

F. — LE SYSTÈME NERVEUX

Le refoulement des masses nerveuses est encore plus accentué que chez *Coniopteryx*, seuls les départs des nerfs optiques, antennaires et les bases des lobes tritocérébraux sont encore engagés dans la cavité

Source : MNHN, Paris

céphalique ; le recul est encore plus net pour la masse sous-œsophagienne qui débute au niveau du pont tentorial, lui-même logé dans le prothorax. Les nerfs ont donc un plus long trajet avant d'atteindre leur territoire.

1) LE CERVEAU (fig. 29, 30 : *cerv*)

Le cerveau est globuleux, aplati en arrière en raison de la dilatation de l'intestin moyen. Les nerfs issus du cerveau sont :

Le nerf optique *(nopt)* venant des ommatidies, il se coude à angle droit en avant des muscles adducteurs mandibulaires ; il longe le nerf antennaire à proximité du prétentorium et pénètre dans le cortex ventro-latéralement sans s'épaissir ; on peut le suivre quelque peu avant son entrée dans le neuropile.

Le nerf antennaire *(nAnt)* qui suit le prétentorium jusqu'au niveau de la jonction de ce dernier au corps tentorial ; il entre latéro-antérieurement dans le cerveau.

Le tronc fronto-labral *(TFLm)*. La région antérieure de chaque moitié du cerveau s'effile progressivement et se continue par un tronc formé de la réunion du nerf labral et de la racine du ganglion frontal.

2) SYSTÈME DU GANGLION FRONTAL ET NERF LABRAL (fig. 29, 30)

Le ganglion frontal *(GF)*, situé au-dessus du pharynx, débute au niveau des prétentorinas ; d'abord large, il s'amincit vers l'arrière et se continue par le nerf récurrent *(nrec)* ; les noyaux sont groupés à la face dorsale du ganglion frontal et les nerfs destinés aux dilatateurs dorsaux du pharynx et à la musculature annulaire partent de la région ventrale neuropilaire. Le nerf récurrent se termine dans le ganglion hypocérébral (fig. 31 : *ghyp*). Le nerf proeurrent *(npcr)*, partant de la face antérieure du ganglion frontal, innerve la majeure partie de la musculature clypéo-labrale (sauf le muscle *mlrp*), le semi-annulaire dorsal 3, le faisceau *dlcb3*, le semi-annulaire dorsal 1 (ces deux dernières innervations provenant d'une ramification ventrale du nerf procurrent), le semi-annulaire dorsal 2, les faisceaux 1 et 2 du muscle *dlcb* et enfin le muscle *cplr*. La racine du ganglion frontal envoie un nerf au muscle *mlrp* et, au point de rencontre avec le nerf labral, naît le nerf destiné au muscle *rao*.

Le nerf labral *(nLm)* est sensoriel et l'on ne retrouve pas les variations présentes chez *Coniopteryx* concernant l'innervation du muscle *mlrp*. Peu après sa séparation de la racine du ganglion frontal, le nerf labral envoie d'abord un filet nerveux *(nLms3)* que l'on perd à l'extrémité du bras oral puis un nerf qui, rejoignant son symétrique, se rend à l'organe hypopharyngien *(oHphy)*. Sensiblement au niveau du premier semi-annulaire dorsal, le nerf labral envoie latéralement deux fins

Source : MNHN, Paris

rameaux (groupés sur la figure 29 : *nLmsI*) au tégument situé entre le sclérite épipharyngien proximal et la marge mandibulaire, non loin de la terminaison du *nMdteg*. Une masse cellulaire allongée *(oEphy)*, accolée au nerf labral, se dirige médialement, en passant au-dessus du muscle m*lrp*, vers la paroi épipharyngienne où elle s'attache ; nous n'avons pas trouvé chez *Semidalis* d'organes sensoriels différenciés à ce niveau. Le nerf du labre se poursuit vers l'avant et dessert les différentes soies clypéo-labrales.

3) LA MASSE SOUS-ŒSOPHAGIENNE (fig. 30 : m*soe*)

Les cruras *(cr)* sont courts et reliés, peu après leur départ du cerveau, par la commissure sous-œsophagienne *(3K)*. Les nerfs mandibulaires et maxillaires pénètrent dans la masse sous-œsophagienne en même temps que les cruras ; le nerf labial pénètre ventro-antérieurement dans le cortex dans lequel il chemine assez longuement vers l'arrière ; finalement, il entre dans le neuropile. Les commissures intra-ganglionnaires ne sont guère plus nettes que chez *Coniopteryx* mais on peut remarquer une grande extension dorsale du neuromère labial. Nous avons vu que, contrairement au cas présenté par *Coniopteryx*, le nerf jugulaire ne semble pas relié à la masse sous-œsophagienne.

4) LE COMPLEXE HYPOCÉRÉBRAL (fig. 30, 31)

Le nerf récurrent aboutit au ganglion hypocérébral *(ghyp)* ; vers l'arrière, ce dernier s'aplatit contre le tube digestif et s'accole aux corps cardiaques *(cc)*. Ceux-ci forment une masse unique reliée dorsalement à l'aorte ; les corps allates *(call)* sont réunis et rejetés ventro-latéralement entre le tube digestif, le cerveau et le pont tentorial. Les connexions de ces différents ganglions sont sujettes à variations ; nous indiquerons le cas le plus fréquent. De la région de jonction du ganglion hypocérébral et des corps cardiaques part, de chaque côté, un nerf qui suit latéralement le tube digestif ; il se bifurque, une branche *(npc)* est reliée au cerveau, l'autre se dirige vers l'arrière, contre le tube digestif : c'est le nerf œsophagien *(noe)*. Ventralement de chaque côté, le nerf œsophagien envoie un filet nerveux *(nall)* aux corps allates. Il y a fréquemment un deuxième nerf réunissant les corps cardiaques au cerveau. Nous n'avons pas pu suivre le trajet des fibres de ces nerfs à l'intérieur du cerveau.

Source : MNHN, Paris

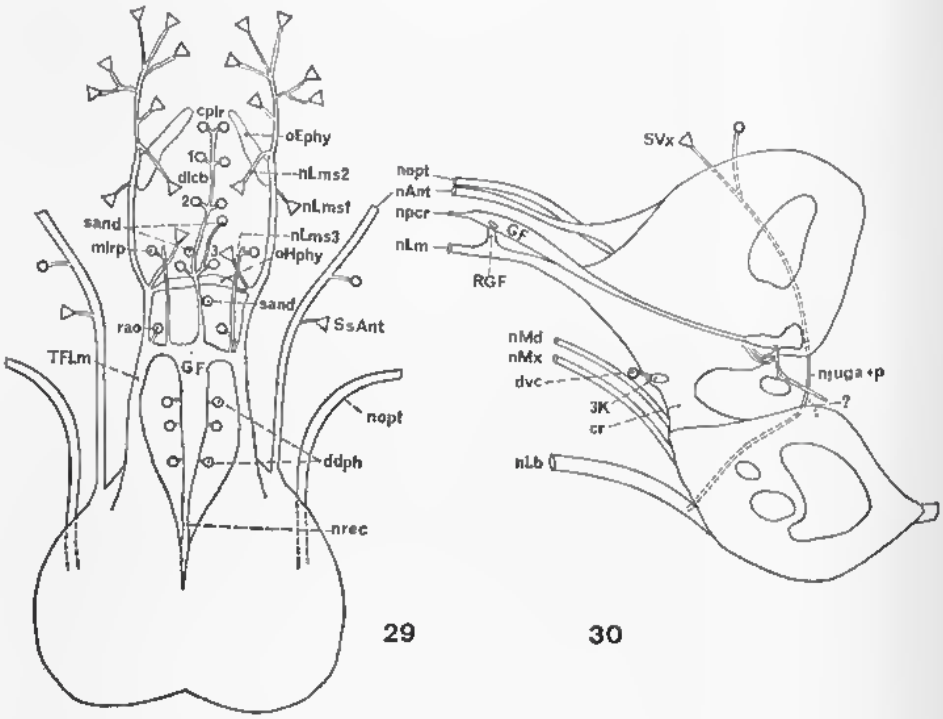


FIG. 29. — *Semidalis aleurodiformis.* Vue dorsale du cerveau et des nerfs qui en sont issus.

FIG. 30. — *Semidalis aleurodiformis.* Vue interne de la moitié droite des centres nerveux céphaliques et des nerfs qui en sont issus.

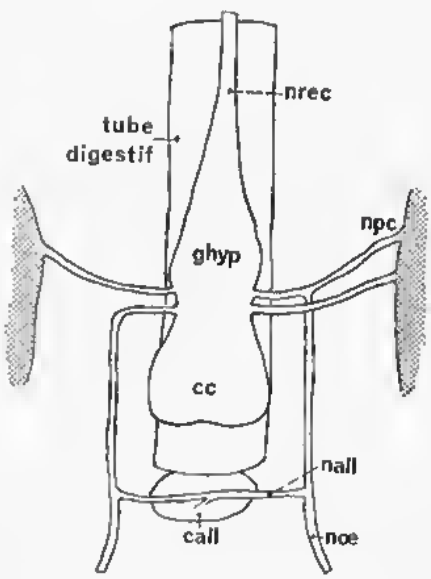


FIG. 31. — *Semidalis aleurodiformis.* Vue dorsale du complexe hypocérébral. L'asymétrie indique les variations observées. Le cerveau est en grisé.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE III

LA LARVE DE CONWENTZIA PSOCIFORMIS (Curtis)

La larve de *Conwentzia psociformis* au dernier stade (fig. 32) se rencontre fréquemment fin août début septembre sur le buis mais on la trouve également sur le chêne. Plus allongée que les larves des genres précédents, elle dépasse 2 mm de longueur. Les pattes sont grandes et la larve est agile ; sa teinte est rouge vif parsemée de taches blanches.

Conwentzia pineticola End. fut rattaché à *C. psociformis* (Curt.) par KILLINGTON (1937) mais des études récentes (COLLYER, 1951 et ZELENY, 1961) ont montré des différences d'une part dans les génitalia et d'autre part dans les antennes des larves ; chez *C. pineticola* le second article antennaire est environ trois fois plus long que le premier alors que chez *C. psociformis* le rapport ant. 2/ant. 1 est voisin de 9. Les moyennes données par COLLYER pour les premier et second articles sont :

— *C. pineticola* : 0,08 et 0,26 mm,
— *C. psociformis* : 0,09 et 0,80 mm.

Nous ne connaissons pas les paramètres statistiques de ces mesures.

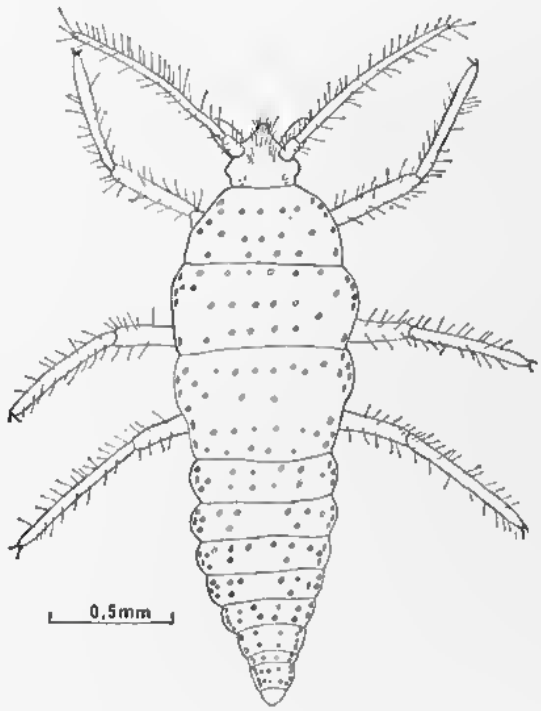


FIG. 32. — *Conwentzia psociformis*. Vue dorsale de la larve.

Source : MNHN, Paris

Les exemplaires de larves que nous avons étudiés présentent des longueurs d'article de 0,10 et 0,60 mm, intermédiaires mais cependant proches de *C. psociformis* ; c'est à cette espèce que nous les rattacherons. Dans une note précédente (ROUSSET, 1960) nous n'avions basé nos déterminations que sur des caractères de nervation aussi nos conclusions étaient très nuancées. Il semble que l'étude des génitalia, effectuée par ZELENY (1961) nous permette de considérer maintenant ces deux espèces comme distinctes.

A. — LA CAPSULE CÉPHALIQUE
(fig. 33 à 37)

La forme générale de la tête de la larve de *Conwentzia* rappelle celle des genres précédemment décrits avec toutefois un allongement plus accentué que chez *Semidalis*. Les antennes, dont la base est large, sont dirigées vers l'avant ; le clypéo-labre se rétrécit brusquement en avant des antennes. Les quatre ommatidies sont latérales et la marge postéro-latérale de la tête présente un renforcement (bourrelet postoccipital) où s'attachent des muscles gnathaux.

1) LES AIRES ET LES SUTURES

Les prétentorinas *(pta)*, allongés, sont réunis par une suture nette à laquelle correspond une crête interne : la suture épistomienne *(sep)*. Ils sont prolongés antérieurement par un bourrelet passant en avant de l'antenne et se terminant contre la marge dorsale de la mandibule (fig. 35 : c) : c'est la suture clypéo-génale *(sClpge)*. La région comprise entre ces sutures est de nature clypéale (fig. 33). Aucune suture ne sépare le clypéus du labre. Les faisceaux dilatateurs cibariaux s'attachent latéralement aux soies postérieures clypéales ; le muscle compresseur du labre n'est pas aussi distal que chez les genres précédents ; la soie impaire est subapicale. En avant et latéralement à cette soie, une aire pigmentée se poursuit de chaque côté et ventralement sur l'épipharynx ; comme chez *Semidalis*, nous l'avons noté : sclérite épipharyngien distal *(sclEphyd)*. Ajoutons que le muscle *cplr* ne s'attache pas sur cette aire pigmentée mais légèrement en arrière. La pilosité est abondante (fig. 33). Le clypéo-labre recouvre les stylets latéralement et, à l'apex, ventralement (fig. 34).

Latéralement aux prétentorinas (fig. 33), deux ou trois soies supra-antennaires *(SsAnt)* sont desservies par le nerf antennaire. Les muscles dorsaux pharyngiens *(s.l. : rao, ddph1-2a)* viennent de la région située immédiatement en arrière des prétentorinas. Insérées non loin de la marge postérieure de la tête, les trois soies du vertex *(SVx)* entourent l'attache du muscle adducteur mandibulaire *(pars 1)* ; ces soies sont desservies par le nerf jugulaire postérieur *(njugp)*.

Source : MNHN, Paris

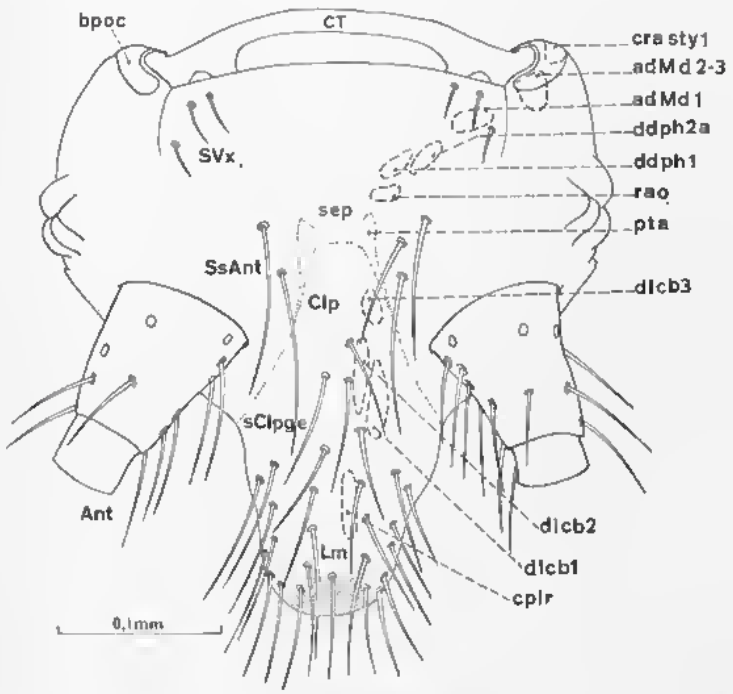


FIG. 33. — *Conwentzia psociformis.* Vue dorsale de la tête. Deuxièmes articles de l'antenne sectionnés et palpes labiaux non représentés.

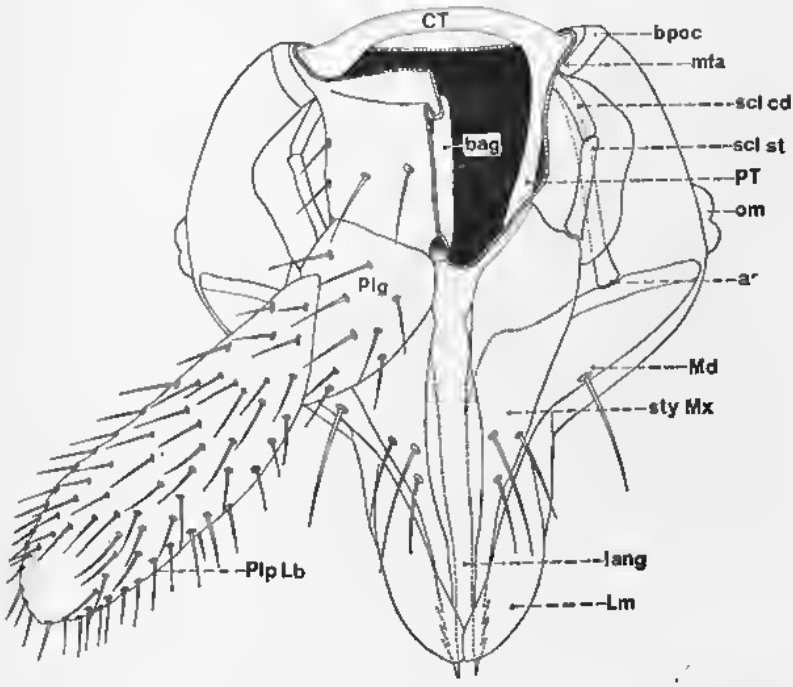


FIG. 34. — *Conwentzia psociformis.* Vue ventrale de la tête. Antennes non représentées et labium sectionné à droite.

Source : MNHN, Paris

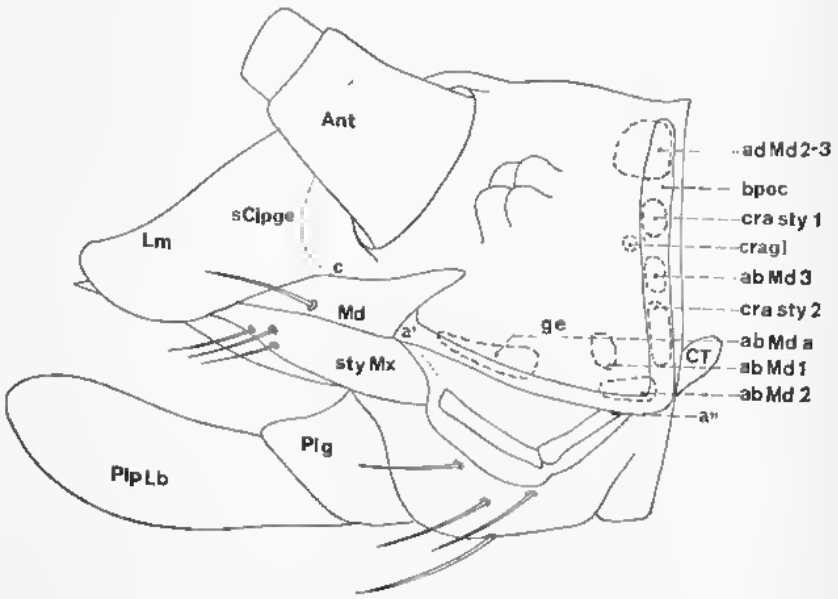


FIG. 35. — *Conwentzia psoetformis.* Vue latérale de la tête. Second article antennaire sectionné, chétotaxie du crâne et du palpe labial non représentée.

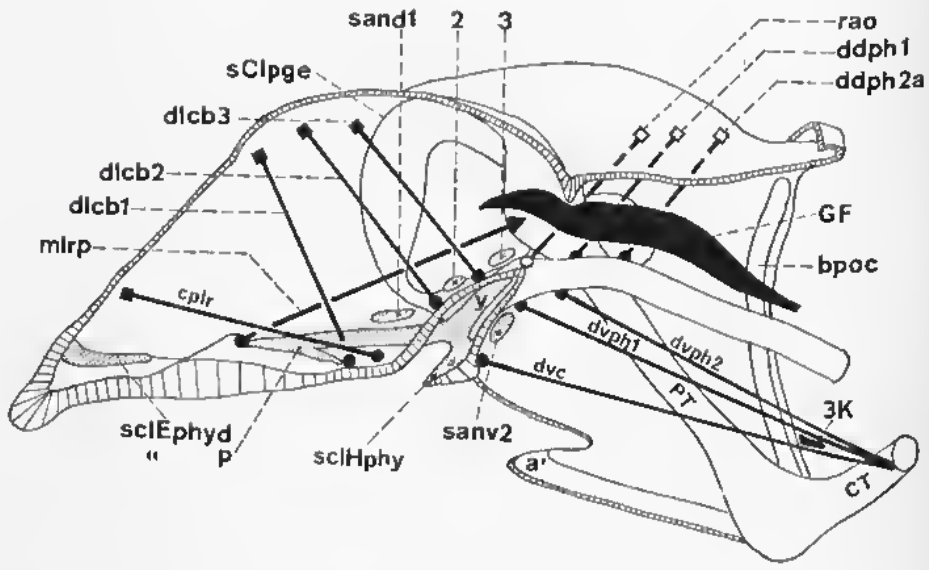


FIG. 36. — *Conwentzia psociformis.* Coupe sagittale de la capsule céphalique. Musculature clypéo-labrale et pharyngienne (au sens large).

Source : MNHN, Paris

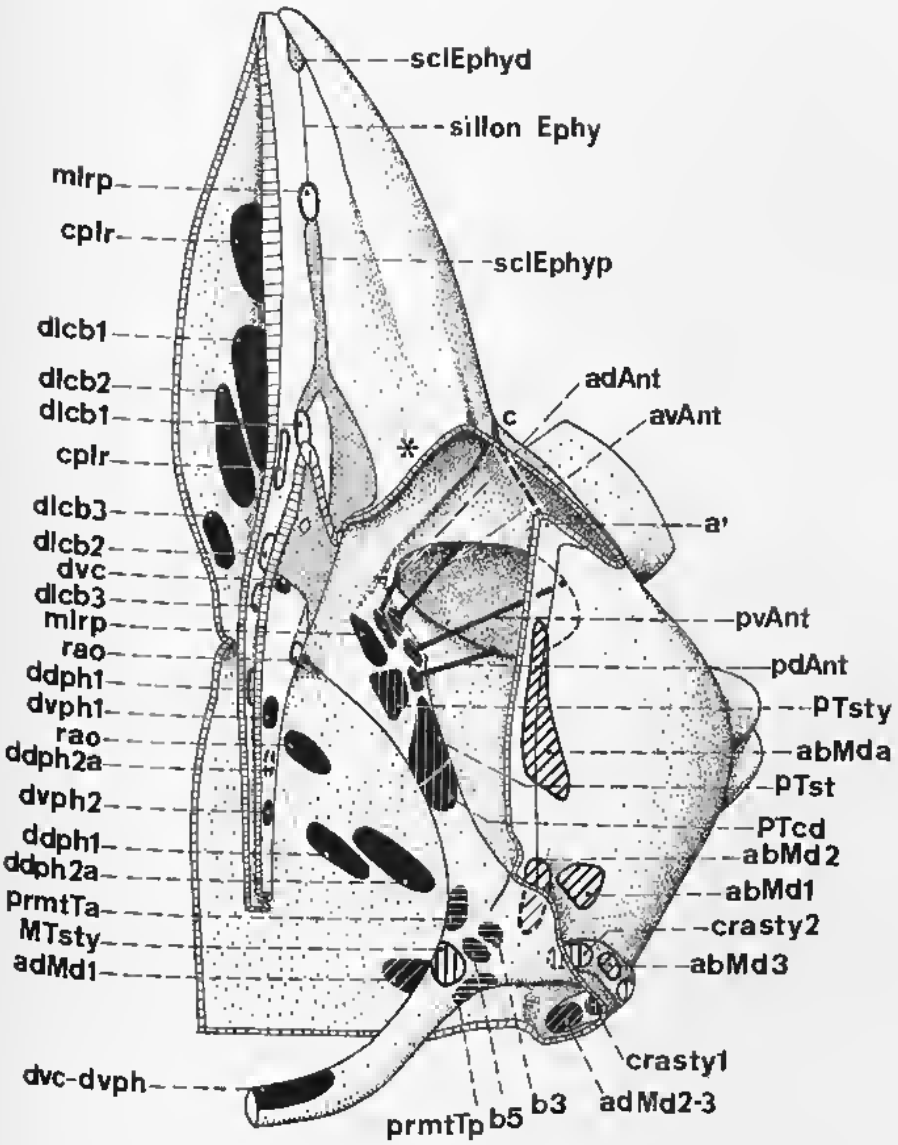


FIG. 37. — *Conwentzia psociformis*. Vue ventrale du côté gauche de la capsule céphalique. La section sagittale est vue en perspective (mêmes conventions que fig. 6).

Source : MNHN, Paris

La région latéro-postérieure de la capsule céphalique, en arrière des ommatidies, se renforce progressivement et atteint son maximum de rigidité au bourrelet postoccipital *(bpoc)* ; dorsalement la capsule céphalique, plus souple, se déprime et deux carènes longitudinales se dessinent latéralement aux soies du vertex (fig. 33). Ventralement le cadre oral, très fortement sclérifié, comme chez *Coniopteryx* et *Semidalis*, porte en avant l'articulation postérieure de la mandibule *(a')*. Bourrelet postoccipital, cadre oral et tentorium forment la charpente sur laquelle s'exercent les forces musculaires de la plupart des muscles gnathaux et les dilatateurs ventraux pharyngiens *(s.l.)* soit directement (attaches musculaires) soit indirectement (par l'intermédiaire des articulations mandibulaire et maxillaire).

2) LE TENTORIUM (fig. 34, 36, 37, 42 et 43)

Le tentorium n'offre rien de particulier par rapport à celui de *Semidalis*. Il donne attache au muscle labral postérieur *(mlrp)*, aux muscles antennaires et maxillaires (prétentorium : *PT*), à des muscles labiaux et maxillaires dans la région métatentoriale *(MT)* ; le corps tentorial *(CT)* reçoit les dilatateurs ventraux du pharynx *(s.l. : dvc* et *dvph)*.

B. — L'ANTENNE

Les antennes sont utilisées pour la distinction des espèces *C. pineticola* et *C. psociformis (cf. supra)*. La pilosité est abondante (fig. 43) ; les soies sont longues (elles atteignent 0,15 mm) par contre la soie terminale n'est pas plus forte que les autres, contrairement à celle des genres précédents.

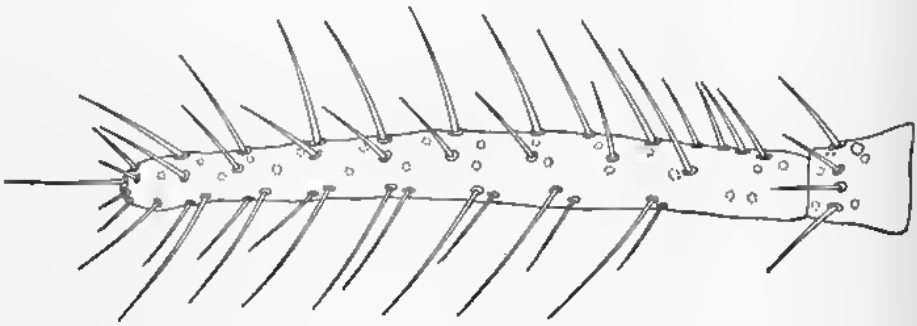


Fig. 38. — *Conwentzia psociformis*. Vue dorsale de l'antenne (organe placoïde : cercle continu).

Source : MNHN, Paris

MUSCULATURE ET INNERVATION (fig. 37, 44).

Les quatre muscles habituels sont présents ; ils sont insérés à la base du premier article, leur origine est prétentoriale. L'innervation motrice et sensorielle n'offre rien de particulier.

C. — LA CAVITÉ CIBARIALE ET LE PHARYNX

1) LA CAVITÉ CIBARIALE ET SA MUSCULATURE (fig. 36, 37)

La structure de l'épipharynx de la larve de *Conwentzia* est voisine de celle décrite chez *Semidalis*. Les parois latérales du labre et le bourrelet longitudinal médian de l'épipharynx ménagent une double gouttière où se logent les stylets (fig. 37). Le fond de chaque gouttière est creusé d'un sillon dans le prolongement de la sclérification épipharyngienne distale *(sclEphyd)* ; faisant suite à ce sillon, un sclérite, le sclérite épipharyngien proximal *(sclEphyp)*, se dirige vers l'arrière et se soude au sclérite hypopharyngien ; sensiblement au milieu de ce sclérite proximal se détache un petit sclérite médial où s'insère le premier faisceau du dilatateur cibarial *(dlcb1)*. Venant du prétentorium, près des prétentorinas, le muscle labral postérieur *(mlrp)* s'attache à l'apex du sclérite proximal. La cavité cibariale est dilatée par la contraction des trois faisceaux du muscle *dlcb* dont les origines sont indiquées sur la figure 33.

Le plancher de la cavité cibariale est formé par un sclérite hypopharyngien (fig. 36, 43 : *sclHphy*) de forme semblable à celui de *Semidalis* ; il est soudé de chaque côté au sclérite épipharyngien proximal et prolongé vers l'arrière par le bras oral *(y)*. Sur le plancher hypopharyngien, deux zones dépigmentées arrondies correspondent à une paire d'organes (sensoriels ?) *(oHphy)* (il n'existe qu'un organe chez *Coniopteryx* et chez *Semidalis*).

2) LE PHARYNX ET SA MUSCULATURE *(s.l.)*

Le pharynx commence en arrière des bras oraux ; d'abord en forme de croissant, sa section transverse devient rapidement cruciforme. Le premier muscle passant en arrière des racines du ganglion frontal est le rétracteur de l'angle oral *(rao)*, puis deux faisceaux d'origine voisine de celle du *rao*, en arrière des prétentorinas, vont, le premier *(ddph1)*, médialement à la face dorsale pharyngienne, le second *(ddph2a)*, sur la crête latéro-dorsale.

Source : MNHN, Paris

MUSCULATURE VENTRALE.

Tous les muscles ventraux sont originaires de la région médiane du pont tentorial.

— Muscle dilatateur ventral du cibarium *(dvc)*.

Il a un aspect de muscle régressé : quelques fibres, sans striation apparente, passent ventralement à la commissure *3K*, de laquelle elles reçoivent cependant une innervation ; elles pénètrent dans la masse cellulaire des organes hypopharyngiens où il est possible de suivre les tonofibrilles et de repérer leurs insertions immédiatement en arrière du sclérite hypopharyngien. Il s'agit bien du muscle *dvc* décrit dans les genres précédents. Des formations fibrillaires analogues ont été décrites par BADONNEL (1934) chez *Stenopsocus (th)* et par BUCKUP (1959) chez le Mallophage *Myrsidea cornicis* (ligament reliant le sclérite cibarial au corps tentorial : *Tlig*) ; il est fort probable qu'il s'agit également de l'équivalent de notre muscle *dvc* ainsi que l'atteste son innervation par la commissure *3K* chez les Psoques.

— Muscles dilatateurs ventraux du pharynx *(dvph)*.

Postérieurs à la commissure *3K*, ils sont formés de deux faisceaux dont l'antérieur, le plus fort *(dvph1)*, s'insère, au niveau de *ddph1*, médialement et latéralement sur le pharynx ; le second *(dvph2)* est inséré sur la crête ventro-latérale pharyngienne. L'innervation de *dvph1* est originaire du nerf récurrent, celle de *dvph2* n'a pas été vue.

— Musculature semi-annulaire (fig. 36).

Trois semi-annulaires dorsaux *(sand1-2-3)* passent au-dessus du cibarium entre les muscles *dlcb1-2-3* et *rao* ; ils s'attachent respectivement sur les sclérites épipharyngiens proximaux, la base et l'apex du bras oral. Ventralement, un semi-annulaire *(sanv2)* a une position analogue à celle du même muscle de *Semidalis* : en arrière du *dvc*, de part et d'autre sur le bras oral.

La musculature annulaire est semblable à celle des genres précédents.

D. — LES STYLETS

1) LA MANDIBULE

a) **Éléments squelettiques** (fig. 34, 35, 39 et 41)

La mandibule se compose d'une base portant latéralement une soie et d'une extrémité acuminée formant entre elles un angle voisin de 120°. La marge ventrale de la base mandibulaire s'articule, en son milieu, avec l'extrémité du cadre oral tandis que son extrémité latérale, renforcée, donne insertion aux faisceaux abducteurs par l'intermédiaire d'un fort tendon. La capsule céphalique n'est pas sclérifiée à ce niveau. La

Source : MNHN, Paris

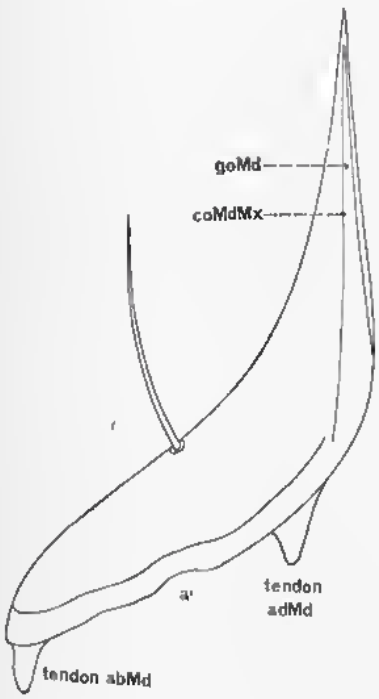


FIG. 39. — *Conwentzia psociformis.* Vue ventrale de la mandibule droite.

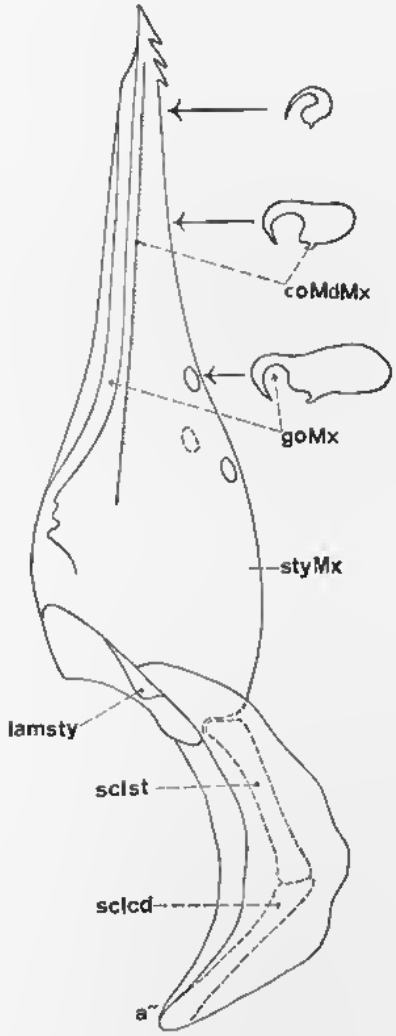


FIG. 40. — *Conwentzia psociformis.* Vue dorsale de la maxille droite.

face ventrale du stylet montre la coaptation mandibulo-maxillaire *(coMdMx)* et la gouttière *(goMd)*. Le tendon des faisceaux adducteurs s'insère médialement sur la base du stylet. La cavité mandibulaire s'ouvre largement dans la cavité céphalique.

b) **Musculature** (fig. 37, 41)

MUSCLES ABDUCTEURS *(abMd)*.

L'insertion du muscle abducteur antérieur de la mandibule *(abMda)* est analogue à celle du même muscle de *Semidalis* : à la base du tendon

Source : MNHN, Paris

latéral ; son origine se situe sur le cadre oral et sur la paroi génale proche. Les faisceaux de l'abducteur mandibulaire principal divergent de ce tendon et aboutissent sur la géna *(abMd1)*, sur le cadre oral près des métatentorinas *(abMd2)* et sur le bourrelet postoccipital *(abMd3)*.

Muscles adducteurs *(adMd)*.

Du fort tendon médian partent trois faisceaux dont les deux latéraux *(adMd2-3)* ont leurs attaches crâniennes groupées, contrairement au cas des genres précédents ; le faisceau *adMd1* présente une attache céphalique située entre les soies du vertex et les attaches des muscles pharyngiens dorsaux. Ces soies étant desservies par le nerf jugulaire, cette région apparait comme trés complexe.

c) **Innervation** (fig. 41, 45)

Les nerfs mandibulaires *(nMd)* et maxillaires *(nMx)* naissent de la face antérieure des cruras, immédiatement en dessous de la commissure *3K* ; ils suivent les faisceaux du muscle métatentorial du stylet *(MTsty)* et, au niveau des prétentorinas, se séparent. Le nerf mandibulaire, plus dorsal, se divise en une branche antérieure et en une branche récurrente. Comme chez *Coniopteryx* et *Semidalis*, la branche antérieure se renfle au niveau de la marge interne du stylet et de ce renflement *(ggMd)* partent :

— Un nerf pénétrant dans l'angle interne du stylet ;

— Un filet nerveux destiné à la base du tendon des adducteurs ;

— Un nerf *(nMdteg)* se rendant au tégument situé entre la base mandibulaire et le sclérite épipharyngien proximal (astérisque de la figure 37).

Au-delà du renflement, le nerf continue son trajet dans le stylet. La branche récurrente passe en avant du muscle maxillaire prétentorial du stylet *(PTSty)* et au-dessus du tendon des faisceaux adducteurs mandibulaires. Elle s'anastomose avec le nerf maxillaire *(anMdMx)* puis se bifurque, un rameau dessert les faisceaux abducteurs, l'autre les adducteurs ; la branche la plus latérale passe en avant de la glande dite « céphalique ».

2) LA MAXILLE

a) **Éléments squelettiques** (fig. 34, 35, 40 et 42)

La forme est typique et rappelle beaucoup celle de la maxille de *Semidalis* : une pièce stipito-cardinale comportant un sclérite basal cardinal *(sclcd)*, articulé au cadre oral près des métatentorinas et un

Source : MNHN, Paris

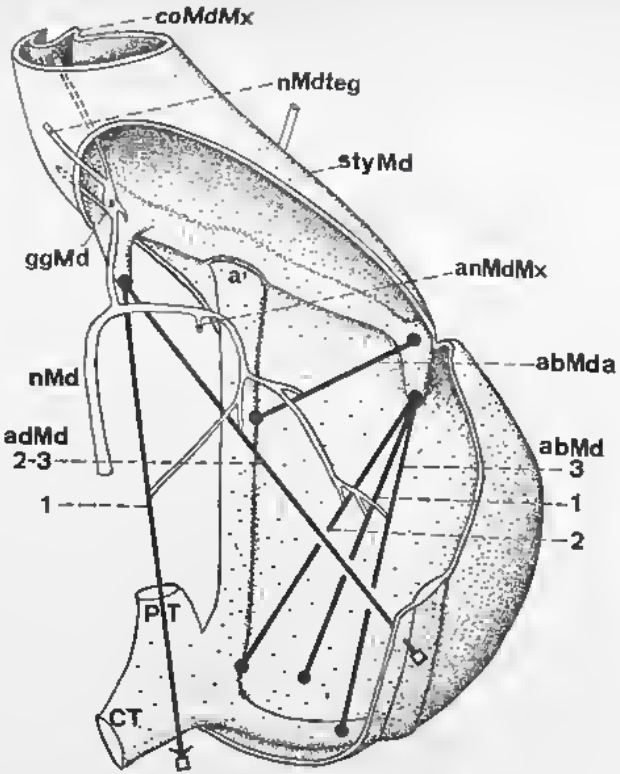


FIG. 41. — *Conwentzia psociformis*. Musculature et innervation de la mandibule (vue dorsale).

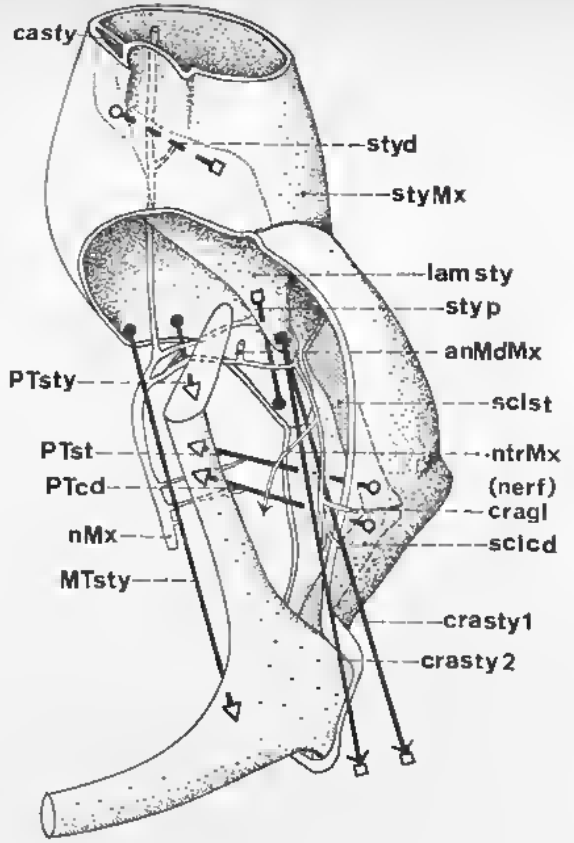


FIG. 42. — *Conwentzia psociformis*. Musculature et innervation de la maxille (vue dorsale).

Source : MNHN, Paris

sclérite distal stipital *(sclsl)*, articulé à la base du stylet. Ce dernier, à base large, porte trois soies latérales et, à son apex, trois dents récurrentes. Gouttière *(goMx)*, système de coaptation mandibulo-maxillaire *(coMdMx)*, canal interne *(casty)* et lame dorsale *(lamsty)* ne présentent rien de particulier. Les dimensions sont : longueur totale 0,23 mm et stylet seul 0,17 mm.

b) **Musculature** (fig. 33, 35, 37 et 42)

— Les deux muscles intrinsèques du stylet ont leurs attaches dorsales nettement séparées sur la paroi ventrale de la lame dorsale. Le muscle distal *(styd)* est sensiblement dorso-ventral dans la base renflée du stylet ; le muscle proximal *(styp)* s'insère à l'extrémité ventrale du stylet, entre le muscle prétentorial du stylet *(PTsty)* et l'articulation du stylet.

— Muscle prétentorial du stylet *(PTsty)* : il est formé de deux faisceaux en éventail insérés sur la marge ventrale du stylet, entre le muscle distal du stylet et le muscle métatentorial du stylet ; ses fibres convergent sur le prétentorium ; son action s'oppose à celle du muscle labial *b2*.

— Muscle métatentorial du stylet *(MTsty)* : ses deux faisceaux, originaires du métatentorium, se dirigent vers l'avant en suivant dorsalement le muscle labial prémento-tentorial antérieur *(prmtTa)* et s'insèrent sur la base médiane du stylet.

— Muscle crânien du stylet *(crasty)* : de l'extrémité postérieure de la lame dorsale partent les deux faisceaux crâniens du stylet *(crasty1-2)* ; ils s'attachent sur le bourrelet postoccipital ; le faisceau 1 est dorsal entre les muscles mandibulaires *ad.Md2-3* et *abMd3* ; le faisceau 2 a une position plus ventrale, en dessous du muscle *abMd3*.

Muscles tentoriaux stipitaux et cardinaux *(PTst* et *PTcd)* : de la région moyenne du prétentorium, un fort groupe de fibres musculaires se dirige latéro-ventralement et se divise en deux parties sensiblement égales, sur le sclérite stipital *(PTst)* et sur le sclérite cardinal *(PTcd)*.

Muscle crânio-glandulaire *(cragl)* : il est suspenseur de la glande « céphalique » et a même origine que chez *Semidalis*.

c) **Innervation** (fig. 42 et 45)

Nous avons vu que les nerfs mandibulaire et maxillaire, quittant ensemble les cruras, se séparent au niveau des prétentorinas ; le nerf maxillaire *(nMx)*, ventral, dessert le muscle métatentorial du stylet *(MTsty)* et les adducteurs tentoriaux stipitaux et cardinaux *(PTst* et *PTcd)* ; il se bifurque : la branche ventrale, avant de pénétrer dans le stylet et d'innerver les soies latérales et le muscle *styd*, émet un nerf qui se renfle sous la lame dorsale au contact du muscle *styp* (probable-

Source : MNHN, Paris

ment l'innervation de ce muscle) ; ce renflement semble également recevoir un autre nerf issu de la branche récurrente ; nous ignorons la signification de cet anneau nerveux autour des muscles de la base du stylet ; peut-être est-ce une indication de la nature complexe de ce dernier ? La branche dorsale passe en avant des faisceaux *PTsty* qu'elle innerve ; elle se dirige latéralement puis vers l'arrière ; elle s'anastomose avec le nerf mandibulaire *(anMdMx)* puis envoie sous la lame dorsale le nerf signalé ci-dessus. La branche récurrente innerve le muscle *cragl* et les faisceaux crâniens du stylet *(crasty1-2)* ; elle envoie enfin un nerf *(ntrMx)* le long de la trachée maxillaire.

d) Système glandulaire

La glande médiane et la glande latérale de la base du stylet existent chez *Conwentzia* mais nous n'avons pas pu observer de façon certaine de communication entre la cavité de la glande latérale et celle de la cavité de la lame dorsale du stylet. Cette dernière s'ouvre dans le canal interne du stylet *(casty)* qui se poursuit jusqu'à l'extrémité du stylet ; là encore, le calibre extrêmement faible de ce conduit ne nous a pas permis de voir son orifice distal. La glande « céphalique » est bien développée et son débouché se fait, comme chez *Semidalis*, à la limite maxillo-mandibulaire.

E. — LE LABIUM

1) ÉLÉMENTS SQUELETTIQUES (fig. 34, 35 et 43)

La forme générale du labium de *Conwentzia* rappelle celle du labium des genres précédemment décrits. La plaque ventrale, légèrement indurée, est reliée à la membrane collaire par un pli donnant attache au muscle prémental dorsal *(prmld)* en continuité avec un muscle longitudinal ventral (comme c'est le cas chez *Coniopteryx*). Cette plaque ventrale porte huit soies. Les palpigers *(Plg)*, occupant toute la face antérieure ventrale du labium, flanquent l'orifice de la baguette sclérifiée *(bag)*. Les palpes *(PlpLb)* sont uniarticulés. Dorsalement, le prélabium forme un repli coiffant en partie les palpigers ; une formation ligamentaire transverse *(lgm)* réunit les deux côtés de ce repli, à la limite maxillo-labiale. En arrière, la cavité labiale s'élargit brusquement. Il n'y a pas de sclérite latéral individualisé mais le tégument est cependant légèrement induré et porte deux soies latérales (fig. 34). La languette *(lang)* atteint presque l'extrémité du labre (comme chez *Semidalis*) et sa face dorsale proximale présente un sclérite : le sclérite hypopharyngien *(sclHphy)* décrit plus haut.

Source : MNHN, Paris

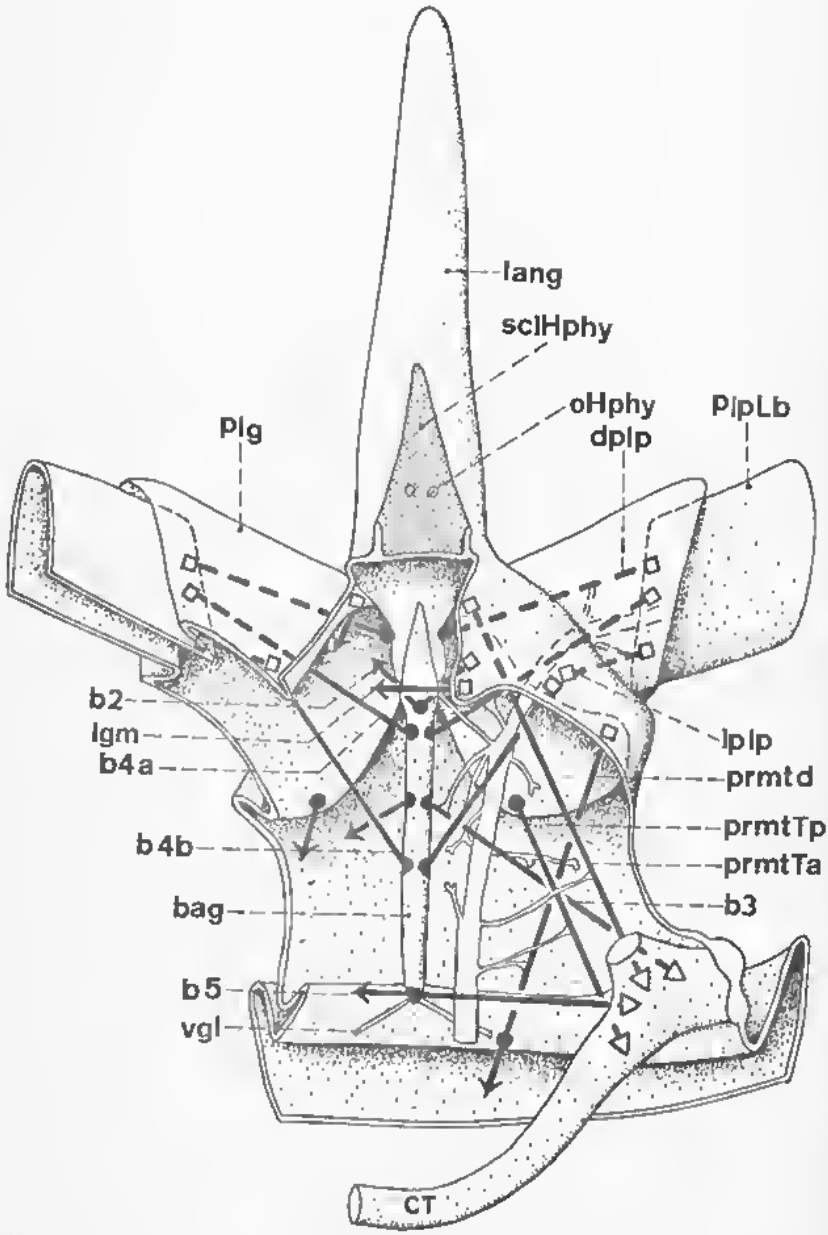


FIG. 43. — *Conwentzia psociformis*. Vue dorsale de la musculature et de l'innervation du labium (les plis du tégument sont indiqués par la section d'une partie du côté gauche du labium).

2) MUSCULATURE (fig. 37 et 43)

La musculature labiale de *Conwentzia* diffère quelque peu de celles de *Coniopteryx* et de *Semidalis*.

Source : MNHN, Paris

Musculature du palpe.

Les deux muscles habituels existent : le muscle *dplp*, fort, va de la base médiane du palpiger à la base dorsale du palpe, à côté du muscle *lplp* dont l'origine se situe à la marge dorsale du palpiger. Il faut noter qu'un muscle *(b4a)* possède une insertion voisine de celle du *lplp* ; il continue son trajet au-delà de la base du palpiger et aboutit sur la baguette, nous l'avons noté *b4a* car il peut être considéré comme résultant de la réunion du muscle *lplp* et du muscle de la baguette *b4* (à moins que l'on doive tenir les muscles *lplp* et *b4* comme secondairement fractionnés).

L'origine du muscle prémental dorsal *(prmtd)* a été indiquée ; son insertion se fait sur le repli dorsal prélabial.

Des faces latéro-postérieures de la baguette part, de chaque côté, le muscle *b4b* inséré sur le bord dorsal du palpiger au voisinage du *lplp*.

Attaché immédiatement en avant du ligament transverse *(lgm)*, un muscle *(b2)*, formé de deux faisceaux et sensiblement dorso-ventral, se dirige vers la base de la baguette ; il peut être rapproché du faisceau que l'on rencontre parfois chez *Coniopteryx* allant de la baguette à la limite maxillo-labiale. Signalons que *Conwentzia* ne possède pas de muscle hypopharyngien de la baguette *(b1* des autres genres).

Le corps tentorial *(CT)* ne reçoit aucun muscle labial (tout au moins dans sa partie médiane) contrairement à celui de *Semidalis*. Viennent du métatentorium les muscles suivants :

— Muscle prémento-tentorial postérieur *(prmtTp)* se dirigeant vers la base du palpiger ;

— Muscle prémento-tentorial antérieur *(prmtTa)* allant à la marge antéro-dorsale du palpiger ;

— Muscle tentorial antérieur de la baguette *(b3)* et muscle tentorial postérieur de la baguette *(b5)* correspondant aux muscles ainsi nommés dans les genres précédents.

Signalons en outre que *Conwentzia* possède également un cordon cellulaire *(vgl)* partant de l'extrémité postérieure de la baguette sclérifiée ; il passe ventralement au nerf labial.

3) INNERVATION (fig. 43 et 45)

Le plan d'innervation labiale est très variable d'un côté à l'autre d'un même individu. Il est néanmoins possible de distinguer trois groupes d'innervation :

— De la base du nerf labial partent deux rameaux innervant, l'un, les muscles prémentaux, dorsal et tentorial postérieur *(prmtd* et *prmtTp)*, l'autre, le muscle prémento-tentorial antérieur *(prmtTa)* et les soies labiales ;

— Plus distalement se détache un nerf se rendant aux muscles *b3*, *b4b*, *b2* et à la base ventrale du palpiger ;

— A son entrée dans le palpiger, le nerf labial *(nLb)* dessert les muscles *b4a*, *dplp* et *lplp*. Remarquons la proximité des innervations de ces muscles : elle renforce notre hypothèse concernant l'origine du muscle *b4a*.

Source : MNHN, Paris

Le nerf jugulaire ne semble pas avoir de liaison (tout au moins à l'extérieur de la masse sous-œsophagienne) avec le nerf labial (branche antérieure des autres genres : *njuga*) ; il part dorso-latéralement de la masse sous-œsophagienne *(njugp)* et dessert les soies du vertex et la musculature collaire dorsale.

F. — LE SYSTÈME NERVEUX

(fig. 44, 45 et 46)

Le cerveau de *Conwentzia* est moins engagé dans le prothorax que celui de *Semidalis*, mais la masse sous-œsophagienne est presque entièrement située à l'extérieur de la cavité céphalique. L'arrière du cerveau a pris une forme concave en raison de la pression exercée par le tube digestif, très dilaté.

1) NERFS ISSUS DU CERVEAU

Les nerfs optique *(nopt)* et antennaire *(nAnt)* s'accompagnent à leur sortie du cortex. Au niveau de l'attache tentoriale des muscles adducteurs tentoriaux stipitaux et cardinaux, le nerf optique se coude et rejoint les ommatidies. Le nerf antennaire continue son trajet en direction de l'antenne ; il dessert les soies supra-antennaires *(SsAnt)* et les muscles antennaires.

Le tritocerebrum est situé à l'avant de chaque masse cérébrale ; il se prolonge par le tronc fronto-labral. Le nerf labral *(nLm)* suit latéralement le bras oral auquel il envoie un petit nerf *(nLms3)* ; il dessert ensuite l'organe hypopharyngien *(oHphy)* ; son trajet devient plus latéral et passe sous le muscle *mlrp* ; le nerf labral émet un ou deux filets nerveux *(nLms1)* aboutissant au tégument situé entre la base mandibulaire et le sclérite épipharyngien proximal (non loin du *nMdleg*). Les cellules de l'organe épipharyngien *(oEphy)* forment une masse allongée qui passe au-dessus du muscle labral postérieur *(mlrp)* ; elle entre en contact avec le nerf labral et se termine dans la paroi épipharyngienne médialement en avant de l'attache du muscle *cplr*. Nous n'avons pas observé d'organe sensoriel à ce niveau. Le nerf labral s'épanouit et dessert les soies clypéo-labrales.

2) SYSTÈME DU GANGLION FRONTAL

A mi-chemin entre le nerf labral et le ganglion frontal naît, de la racine, un nerf qui suit le muscle *mlrp* jusqu'à sa plaque motrice. Nous

Source : MNHN, Paris

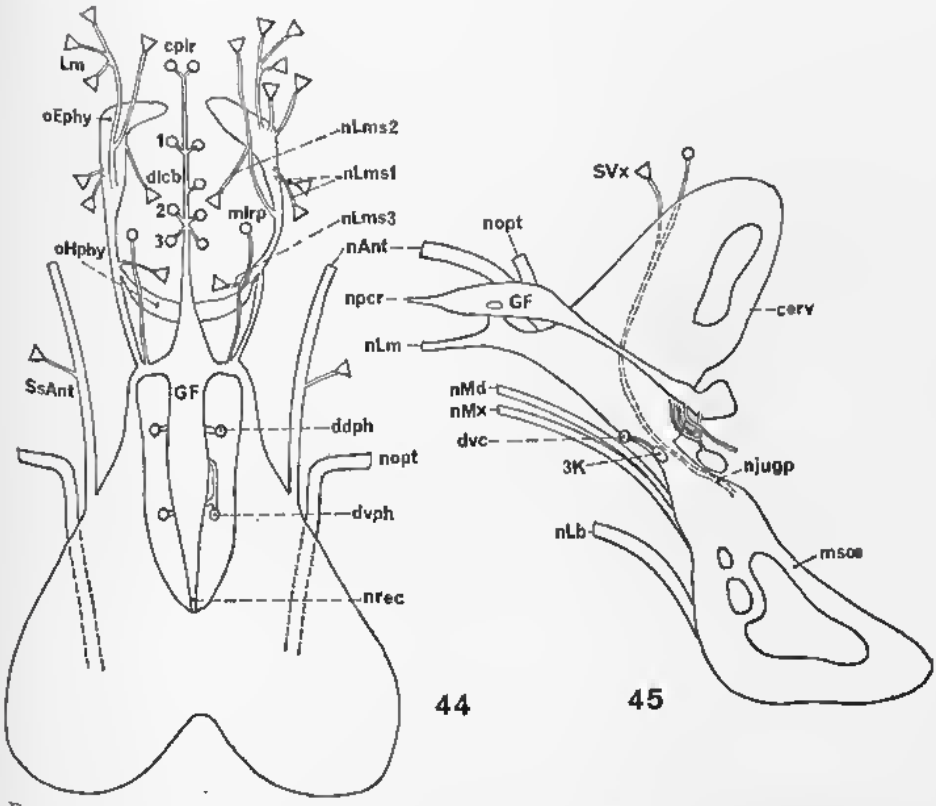


FIG. 44. — *Conwentzia psociformis*. Vue dorsale du cerveau et du système fronto-labral.
FIG. 45. — *Conwentzia psociformis*. Vue interne de la moitié droite des centres nerveux céphaliques et des nerfs qui en sont issus.

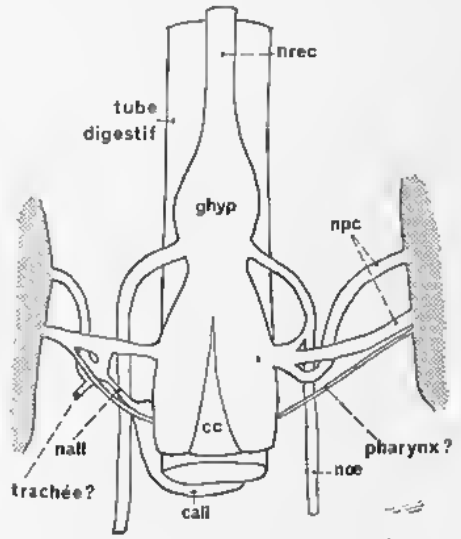


FIG. 46. — *Conwentzia psociformis*. Complexe hypocérébral en vue dorsale. L'asymétrie indique les variations observées. Le cerveau est en grisé.

Source : MNHN, Paris

n'avons pas pu observer l'innervation des muscles rétracteurs de l'angle oral. Le ganglion frontal *(GF)*, allongé dans l'espace ménagé entre les bases prétentoriales et le pharynx, possède un prolongement antérieur, le nerf procurrent *(npcr)* et un postérieur, le nerf récurrent *(nrec)*; il n'y a pas de *nervus connectivus*. Le nerf procurrent dessert la musculature semi-annulaire dorsale et clypéo-labrale sauf le muscle *mlrp*. Nous n'avons pas noté d'anastomose avec le nerf labral. La région postérieure du ganglion frontal innerve les dilatateurs dorsaux du pharynx. De sa face ventrale part un nerf qui, passant latéralement sur le côté droit du pharynx, se rend de façon très nette aux plaques motrices des muscles ventraux antérieurs du pharynx *(dvphI)*, droit et gauche. Il s'agit là d'un dispositif très particulier d'innervation de ces dilatateurs.

3) LA MASSE SOUS-ŒSOPHAGIENNE *(msoe)*

La masse sous-œsophagienne et les nerfs qui en sont issus n'offrent rien de remarquable par rapport à ce qui a été décrit antérieurement (nous avons déjà indiqué le départ du nerf jugulaire).

4) LE COMPLEXE HYPOCÉRÉBRAL (fig. 45 et 46)

Le complexe hypocérébral est logé dans un espace à section transverse triangulaire formé par les parois cérébrales et le pharynx. En raison du grand développement du ganglion frontal, le nerf récurrent est relativement court et se termine dans le ganglion hypocérébral *(ghyp)*; ce dernier, aplati et élargi en arrière, envoie de chaque côté un nerf œsophagien *(noe)*. Les corps cardiaques *(cc)* forment une masse quadrangulaire surmontée de l'aorte ; un tronc nerveux en part latéralement, descend contre le pharynx et se divise en plusieurs branches: deux se rendent au cerveau *(npc)* ; une autre branche, partant de la ramification précitée, rejoint le nerf œsophagien *(noe)* ; une autre se perd contre le tronc trachéen et la dernière se rend aux corps allates. En outre, un nerf partant soit directement du cerveau, soit d'une branche du nerf paracardiaque se dirige vers le pharynx. Les corps allates *(call)* forment une masse latéro-ventrale par rapport au tube digestif (le plus souvent du côté gauche). Ainsi, malgré des variations très fréquentes dans le trajet des nerfs, il est aisé de reconnaître les liaisons habituelles.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE IV

LA LARVE D'ALEUROPTERYX LOEWI Klapalek

La larve d'*Aleuropteryx loewi* (fig. 47) semble inféodée au pin ; nous la trouvons en abondance en avril à Ahuy, près de Dijon. De couleur gris foncé à noir, elle atteint 2,5 mm de longueur. Les pattes sont courtes et, vues dorsalement, ne dépassent que de peu le corps. Des élevages nous ont montré qu'il s'agissait bien de la larve d'*Aleuropteryx loewi* Klap. en raison de la position apicale de la fourche radiale de l'aile postérieure de l'imago.

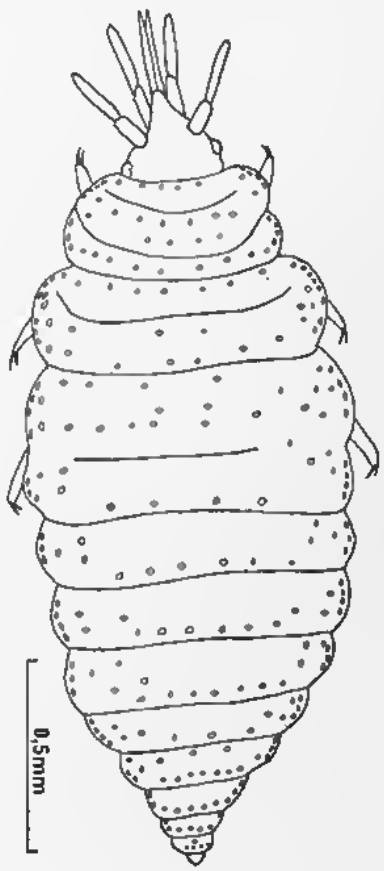


FIG. 47. — *Aleuropteryx loewi*. Vue dorsale de la larve.

Source : MNHN, Paris

A. — LA CAPSULE CÉPHALIQUE
(fig. 48 à 52)

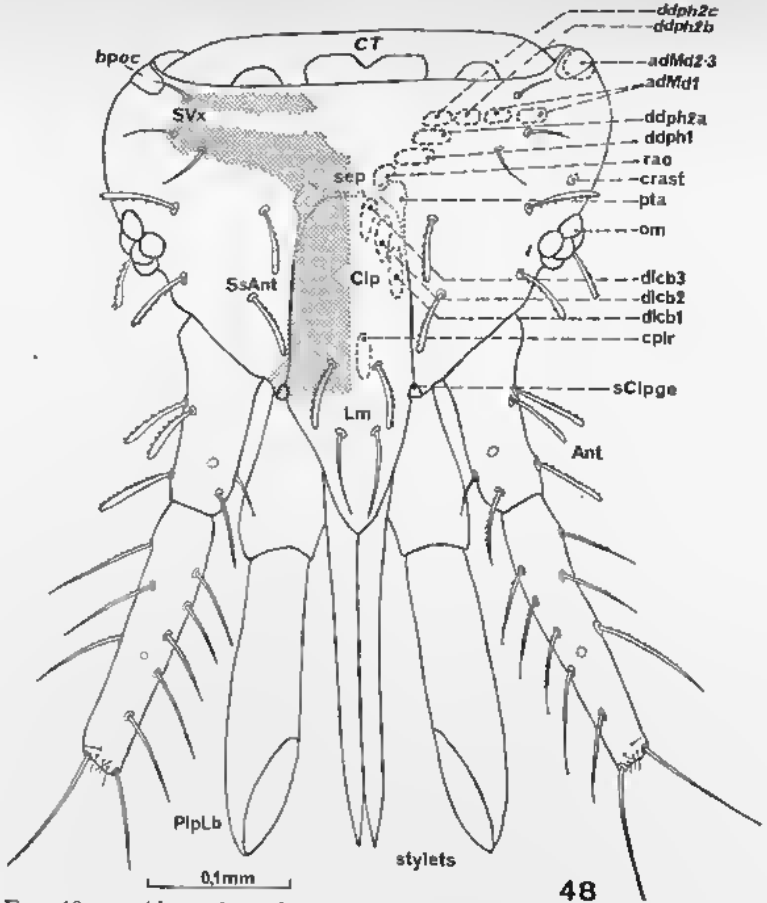
Les différences entre les deux tribus de la sous-famille des Coniopteryginés *(Coniopterygini* et *Conwentziini)* sont faibles ; par contre cette sous-famille se distingue aisément de celle des Aleuropteryginés par de nombreuses particularités.

1) LES AIRES ET LES SUTURES

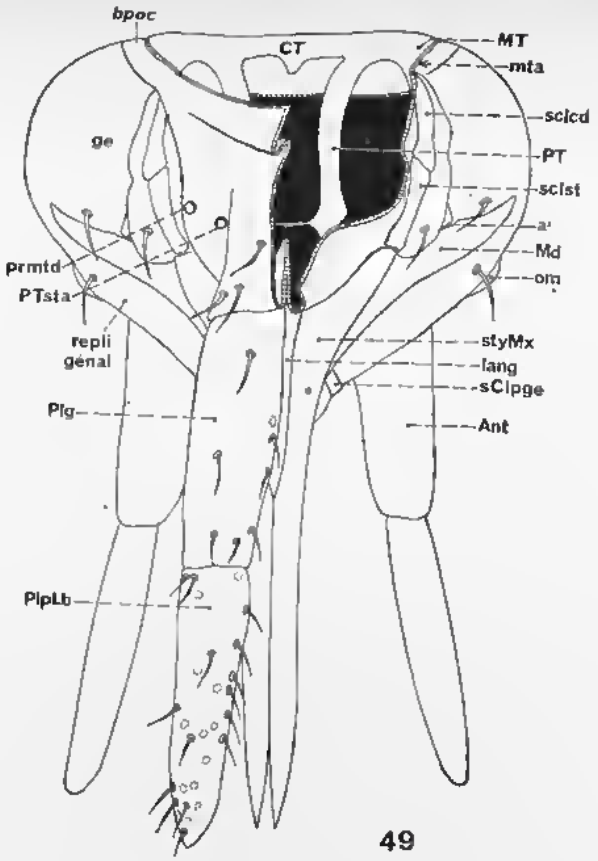
La tête de la larve d'*Aleuropteryx* présente un prognathisme plus accusé que celui rencontré chez les genres précédents ; les antennes sont nettement dirigées vers l'avant (tendance déjà signalée chez *Conwentzia*) et les palpes labiaux, très allongés, sont presque parallèles. Le maximum de largeur ne se situe plus au niveau des ommatidies mais en arrière (fig. 48). Le fait le plus saillant est la longueur, inusitée chez les Coniopterygidés, des stylets qui dépassent de beaucoup l'extrémité du clypéo-labre et atteignent l'apex des palpes labiaux. Les dimensions de la tête sont de 0,35 mm pour la longueur (apex du labre) et la largeur ; la longueur totale (stylets compris) est de 0,55 mm.

Dorsalement la capsule céphalique est piriforme ; elle est largement ouverte sur le prothorax et le pont tentorial est bien visible. La région dorsale est unie au prothorax par une zone membraneuse et il existe, de chaque côté, des aires pigmentées portant des soies *(SVx)*. Les cinq ommatidies (Lacroix, 1923, indique six ommatidies) sont encadrées de trois soies : deux dorsales et une ventrale, en forme de massue barbelée sur un côté, comme beaucoup des autres soies céphaliques. Entre l'antenne et les prétentorinas, les deux soies *(SsAnt)* sont desservies par le nerf antennaire. Le tégument dorsal céphalique situé en arrière des prétentorinas est plus faiblement pigmenté que la zone postérieure ; puis, l'aire pigmentée se réduit à une bande médiane englobant les attaches des muscles cibariaux. Limitant latéralement cette région, une dépression, à laquelle correspond une crête interne, se poursuit jusqu'en avant des antennes où elle s'épaissit alors en un bourrelet bien visible en vue latérale ; ce dernier se continue ventralement (fig. 52) et vers l'arrière au fond de la gouttière où se logent les stylets et rejoint le sclérite épipharyngien (cf. *infra*) ; dépression et bourrelet correspondent à la suture clypéo-génale *(sClpge)* des autres genres. Dorsalement (fig. 48) l'aire pigmentée, s'arrêtant au niveau de cette suture, porte deux soies claviformes encadrant les attaches des muscles compresseurs du labre *(cplr)*. L'extrémité du labre est membraneuse et aplatie contre les stylets ; deux soies simples y sont insérées. Le tégument céphalique, en dehors des régions pigmentées, est finement ornementé.

Source : MNHN, Paris



48



49

FIG. 48. — *Aleuropteryx loewi*. Tête en vue dorsale. La chétotaxie du palpiger et du palpe labial n'est pas représentée. Les attaches musculaires sont représentées à droite et la pigmentation à gauche.

FIG. 49. — *Aleuropteryx loewi*. Vue ventrale de la tête. La chétotaxie de l'antenne n'est pas représentée et le labium est sectionné à droite.

Source : MNHN, Paris

La région latérale de la capsule céphalique (fig. 50) porte, en avant, les antennes puis les cinq ommatidies ; l'arrière de la tête est bordé latéralement par un renforcement : le bourrelet postoccipital *(bpoc)*, relié au cadre oral et au métatentorium.

2) TENTORIUM (fig. 48, 49, 51, 52)

Nous avons vu que les prétentorinas *(pta)* ont une position très postérieure, en arrière du niveau des ommatidies et sont nettement séparés. La suture épistomienne *(sep)* se traduit par une dépression du tégument entre les prétentorinas. Le prétentorium *(PT)* donne attache aux muscles antennaires et aux muscles maxillaires suivants : tentorio-stipital antérieur *(PTsta)*, adducteur tentorial stipital et cardinal

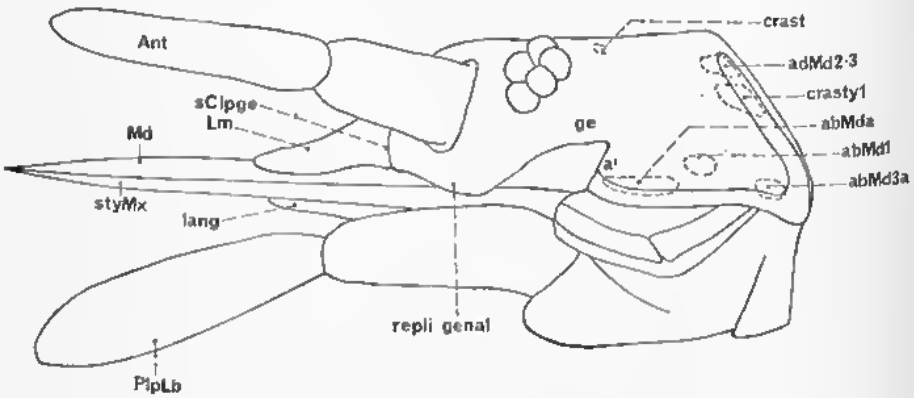


Fig. 50. — *Aleuropteryx loewi*. Vue latérale de la tête.

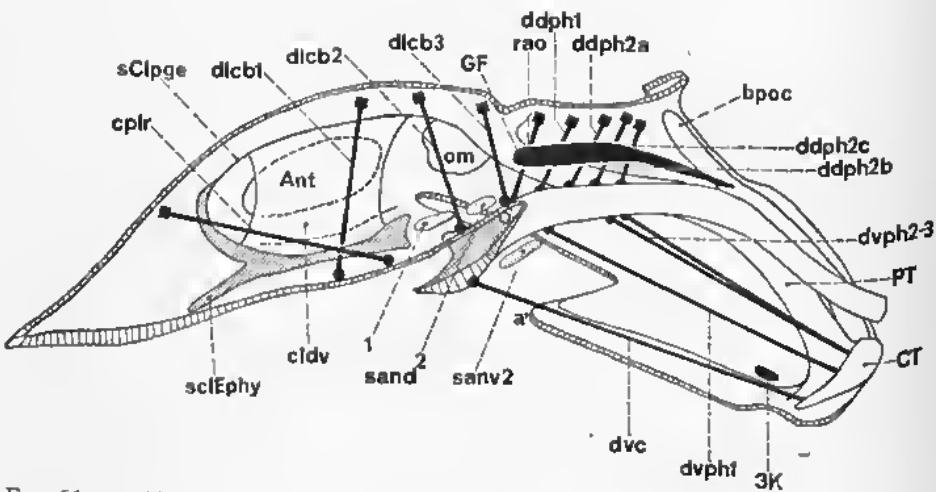


Fig. 51. — *Aleuropteryx loewi*. Coupe sagittale de la capsule céphalique. Musculature clypéo-pharyngienne (au sens large).

Source : MNHN, Paris

(PTst et *PTcd)* et prétentorial du stylet *(PTsty)*. Le corps tentorial *(CT)* est relativement court car les prétentoria aboutissent assez médialement ; il envoie vers l'avant un processus impair où s'attachent la plupart des muscles pharyngiens ventraux *(s.l.)*. La région métatentoriale *(s.l.)* est profondément invaginée ; la face dorsale de cette invagination donne attache à un muscle mandibulaire *(abMd2)* ; ventralement sont visibles les origines de faisceaux maxillaires *(MTsty)* et labiaux *(prmTa, prmTp* et *b3-5)*. Une lame sclérifiée dorso-ventrale (fig. 52 : *lame phragmatique*) se développe à partir de la marge dorsale postérieure de l'invagination métatentoriale ; elle rejoint latéralement le bourrelet postoccipital *(bpoc)* ; la face antérieure de cette lame reçoit un petit muscle maxillaire *(crasty3)*, un faisceau de l'adducteur mandibulaire *(adMd4)*, de l'abducteur *(abMd3b)* et enfin un faisceau maxillaire *(crasty2)* ; la face postérieure donne attache à des muscles longitudinaux ventraux. Il est donc possible, en raison de ces attaches musculaires, de considérer cette lame comme une dépendance du phragme ; par ailleurs l'origine du muscle mandibulaire sur la paroi dorsale de l'invagination laisse supposer que cette région appartient au crâne, les métatentorinas (au sens strict) seraient ainsi situés au fond et à la face ventrale de l'invagination.

B. — L'ANTENNE
(fig. 48)

Les antennes de la larve d'*Aleuropteryx* ne dépassent pas l'extrémité des stylets (longueur des articles : 0,12 et 0,20 mm). Elles sont insérées latéralement sur la capsule céphalique, bien en avant du niveau des prétentorinas. On retrouve sur l'antenne des soies de même forme que celle des soies céphaliques :

— Premier article : 3 soies claviformes barbelées du côté externe,
1 soie acuminée barbelée et une simple, internes ;
— Deuxième article : 6 soies acuminées barbelées et 2 soies simples,
à l'apex : 2 soies simples, assez longues,
7 soies simples, plus courtes.

Musculature et innervation (fig. 52, 53, 60 et 61).

Il y a quatre muscles antennaires d'origine tentoriale. Le muscle antéro-dorsal *(adAnt)* longe latéralement la « cloison » dorso-ventrale *(cldv)* et le muscle antéro-ventral *(avAnt)* est accolé sur une grande longueur à la face ventrale de la cavité céphalique. Les deux autres muscles sont plus postérieurs *(pdAnt* et *pvAnt)*. Ces quatre muscles sont insérés à la base du premier article. L'innervation, sensorielle et motrice, est typique.

Source : MNHN, Paris

C. — LA CAVITÉ CIBARIALE ET LE PHARYNX

1) ÉLÉMENTS SQUELETTIQUES (fig. 51, 52, 53)

L'épipharynx présente une légère crête médiane et sa concavité, faible en avant, s'accentue au niveau des sclérites épipharyngiens. La paroi recouvrant dorso-latéralement les stylets est de nature complexe ; elle forme, de chaque côté de la ligne médiane, une profonde gouttière (fig. 53) dont le fond est occupé par un large sclérite en forme d'Y (fig. 52) ; la branche médiane de ce sclérite, correspondant au sclérite épipharyngien des autres genres, rejoint le bras externe ou suture clypéogénale *(sClpge)* tandis que le pied peut être considéré comme résultant de l'accolement de ces deux formations ; la limite supposée est indiquée par une ligne interrompue sur la figure 52. Ce sclérite composite se termine en avant de la base mandibulaire ; la suture clypéo-génale n'atteint donc pas l'emplacement présumé de l'articulation antéricure de la mandibule ; le sclérite sépare ainsi un domaine épipharyngien médian, portant un sclérite épipharyngien, d'une région latérale enveloppant les stylets ; la paroi dorsale de cette expansion donne insertion aux antennes (fig. 53). Il est probable que la majeure partie de la paroi ventrale appartient au segment mandibulaire ; le fait est certain pour le tégument latéral au sclérite en Y où aboutit le nerf *nMdleg* (marqué d'un astérisque sur la figure 52). L'épipharynx ne pose pas de problème particulier : sa région proximale, limitée latéralement par le pied du sclérite en Y, donne attache aux muscles clypéo-labraux.

Dans la région antérieure de la cavité céphalique, une cloison paire dorso-ventrale (fig. 53 : *cldv*) réunit la suture clypéo-génale au pied du sclérite en Y ; cette cloison sépare une cavité médiane contenant la musculature clypéo-labrale d'une cavité latérale renfermant les muscles antennaires. La structure de cette cloison est particulière : assez épaisse, cette cloison est constituée d'une succession de multiples prolongements de la paroi ventrale en direction dorsale ; de nombreux noyaux sont présents. Il est probable, mais non certain, que cette formation est d'origine ectodermique. Latéralement, une masse à allure glandulaire est accolée à la paroi ventrale du fond de la gouttière où se logent les stylets ; elle est représentée mais non notée sur la figure 53. Quelle valeur attribuer à cette cloison ? Elle se développe entre des repères morphologiques indiscutables : partie dorsale de la suture clypéogénale et sclérite en Y ; les cavités qu'elle délimite contiennent des éléments de même provenance métamérique ; les muscles antennaires ne la perforent jamais. Bien que séparant des domaines métamériques, elle ne présente pas une structure dissépimentaire ; il convient de remarquer sa position : elle est située à l'emplacement d'un phragme paraclypéal ; nous reviendrons sur cette question.

Source : MNHN, Paris

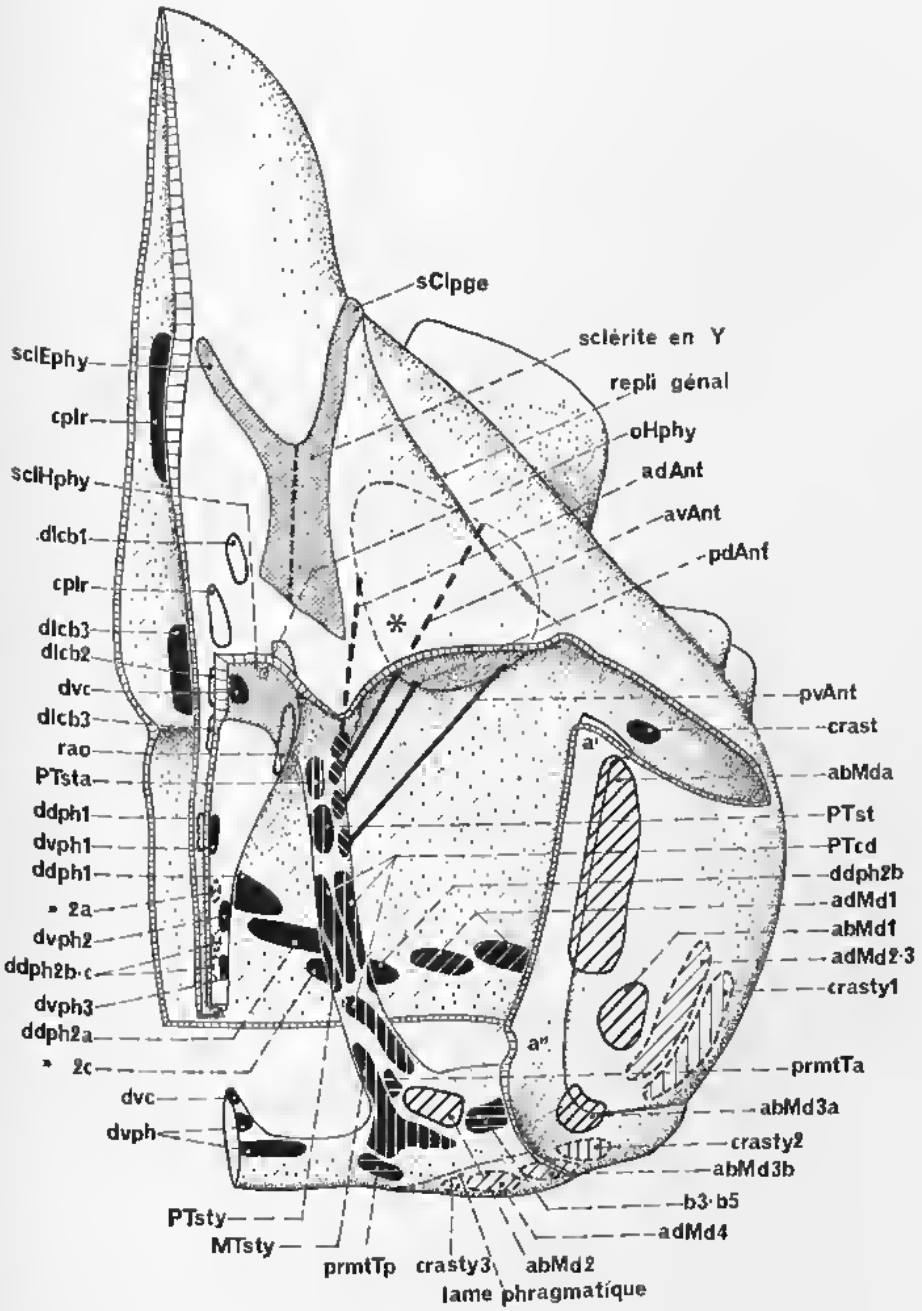


FIG. 52. — *Aleuropteryx loewi*. Vue ventrale du côté gauche de la capsule céphalique. La section sagittale est vue en perspective (mêmes conventions que fig. 6).

Source : MNHN, Paris

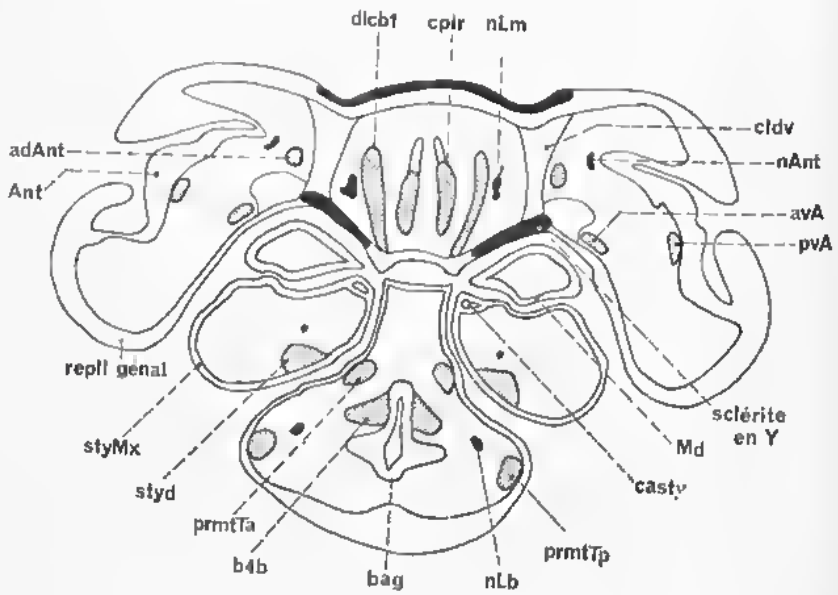


FIG. 53. — *Aleuropteryx loewi*. Coupe transversale de la tête au niveau de la cloison dorso-ventrale et du pied du sclérite en Y.

HYPOPHARYNX.

Le sclérite hypopharyngien (fig. 52 : *sclHphy*), prolongeant vers l'arrière la paroi dorsale de la languette, a une forme semi-annulaire. Ses parois latérales, qui ferment de chaque côté la cavité cibariale, envoient postérieurement les bras oraux à l'extrémité desquels s'attachent les muscles *rao* et, vers l'avant, un petit processus pair dans la paroi épipharyngienne. Contrairement aux autres Conioptérygidés, *Aleuropteryx* présente des sclérites épipharyngiens non soudés au sclérite hypopharyngien. L'épipharynx est donc relié sur une assez grande longueur aux bras oraux (la présence des attaches des muscles dorsaux du cibarium atteste l'origine épipharyngienne de cette paroi) ; on peut ainsi nommer prépharynx cet atrium ; la bouche, au sens strict, se situe au niveau de l'attache des muscles *rao* ; en arrière, commence le pharynx qui prend rapidement une section transverse cruciforme. Le sclérite hypopharyngien présente une paire d'organes (sensoriels ?) *(oHphy)*, l'insertion des muscles ventraux du cibarium *(dvc)* et, plus en avant, celle des faisceaux musculaires hypopharyngiens de la baguette sclérifiée labiale *(b1)*.

2) MUSCULATURE (fig. 48, 51, 52 et 53)

a) Musculature clypéo-labrale

Muscle compresseur du labre *(cplr)* : originaire du labre, entre les premières soies claviformes, au début du sclérite clypéo-labral (zone pigmentée), il traverse en oblique la cavité clypéo-labrale et s'insère

Source : MNHN, Paris

médialement sur l'épipharynx, légèrement en arrière du niveau du sclérite en Y.

Muscle dilatateur du cibarium *(dlcb)* : le premier faisceau *(dlcb1)* s'insère en avant et latéralement au muscle précédent ; légèrement oblique vers l'arrière, il s'attache sur la zone pigmentée clypéo-labrale. Séparé du *dlcb1* par un muscle semi-annulaire *(sand1)*, le second faisceau *(dlcb2)*, dont l'origine clypéale est postérieure à celle du précédent, s'insère sur la paroi dorsale prépharyngienne. Le troisième faisceau *(dlcb3)*, également séparé du *dlcb2* par un semi-annulaire *(sand2)*, s'insère sur la paroi prépharyngienne au niveau de l'extrémité des bras oraux. Il n'y a pas, chez *Aleuropteryx*, de muscle labral postérieur.

b) Musculature dorsale

Tous les muscles suivants sont situés en arrière des racines du ganglion frontal.

Muscle rétracteur de l'angle oral *(rao)* : il joint l'extrémité du bras oral à la capsule céphalique, immédiatement en arrière des prétentorinas.

Le premier des muscles dilatateurs dorsaux pharyngiens *(ddph1)* présente une insertion médiane pharyngienne analogue à celles rencontrées chez les autres genres de Conioptérygidés. Les suivants *(ddph2a, b, c)* s'attachent sur les crêtes latérales du pharynx ; ils sont originaires de la région céphalique latéro-postérieure aux prétentorinas.

c) Musculature ventrale

Muscle dilatateur ventral du cibarium *(dvc)* : à la différence des autres genres étudiés, ce muscle s'insère nettement sur le sclérite hypopharyngien, médialement aux organes *oHphy* ; il s'attache à l'extrémité de l'apophyse médiane du corps tentorial en passant ventralement à la commissure sous-œsophagienne *(3K)* de laquelle il reçoit son innervation.

Trois faisceaux, dorsaux à la commissure *3K* et d'importance décroissante de l'avant à l'arrière, sont insérés sur le pharynx ; le premier *(dvph1)* médialement, les suivants *(dvph2-3)* sur la crête ventro-latérale. Leurs origines se situent sur le corps tentorial. Les faisceaux 1 et 2 reçoivent leur innervation d'un nerf issu de l'arrière du ganglion frontal ; le nerf desservant le faisceau 3 vient du cerveau (fig. 60, 61 et 62).

d) Musculature semi-annulaire et annulaire (fig. 51)

Il n'y a que deux muscles semi-annulaires dorsaux. Le premier *(sand1)* s'attache, de chaque côté, sur le processus antéro-latéral de l'hypopharynx et le début du bras oral ; il passe entre les deux premiers faisceaux du dilatateur cibarial *(dlcb1* et *2)*. Le second *(sand2)*, plus petit, s'étend d'un bras oral à l'autre. Ventralement, entre les muscles *dvc* et *dvph1*, un muscle semi-annulaire *(sanv2)* relie les bras oraux. La musculature annulaire, commençant en arrière des bras oraux, diminue d'importance en direction aborale.

Source : MNHN, Paris

D. — LES STYLETS

Les stylets de la larve d'*Aleuropteryx* dépassent l'apex du clypéolabre de près de la moitié de leur longueur ; c'est là une différence importante entre les deux sous-familles ; elle porte sur la forme et non sur la structure car seule la région acuminée des stylets s'est allongée, la portion basale restant inchangée.

1) LA MANDIBULE

a) **Éléments squelettiques** (fig. 49, 50, 53, 54 et 56)

La longueur totale du stylet mandibulaire atteint 0,45 mm. La pointe, très longue et pigmentée, présente à sa face ventrale la gouttière et le

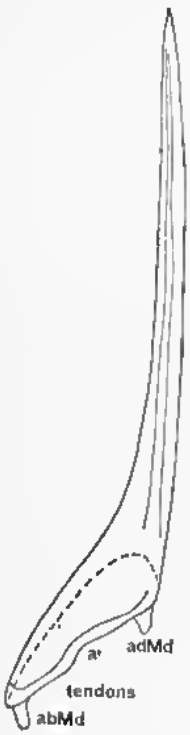


Fig. 54. — *Aleuropteryx loewi.* Mandibule droite en vue ventrale.

Fig. 55. — *Aleuropteryx loewi.* Maxille droite en vue dorsale.

Source : MNHN, Paris

système de coaptation mandibulo-maxillaire habituels *(goMd* et *coMdMx)* sur lesquels nous ne nous étendrons pas davantage. La base de la mandibule est dépigmentée, seules l'articulation avec le cadre oral et la zone d'attache du tendon abducteur conservent une teinte brune bien marquée. Il n'y a pas de soie latérale. La marge dorsale est reliée à la capsule céphalique par une zone membraneuse ; l'articulation antérieure de la mandibule n'est pas marquée. La marge ventrale est indurée mais non pigmentée, sauf aux endroits signalés et s'appuie en son milieu sur l'extrémité du cadre oral (articulation postérieure : *a'*).

b) **Musculature** (fig. 48, 50, 52 et 56)

Muscles abducteurs *(abMd).*

De l'extrémité latérale de la marge ventrale de la mandibule part un faisceau s'attachant largement sur le cadre oral près de l'articulation *a'* et sur la région génale proche. Il est homologue au faisceau abducteur antérieur *(abMda)* des autres Conioptérygidés. Du tendon latéral divergent quatre faisceaux musculaires ; le plus latéral *(abMd1)* possède une origine génale alors que le faisceau médian s'attache sur la face dorsale de l'invagination métatentoriale ; nous pouvons le comparer au faisceau *abMd2* qui, chez les autres genres, vient du cadre oral ; homologie fort plausible si l'on suppose un enfoncement des métatentorinas ; il faut cependant remarquer la grande extension de son attache en direction prétentoriale (ce n'est pas un muscle tentorial de la mandibule — *KL* de Snodgrass — qui d'ailleurs est un adducteur ; il ne s'agit que d'un déplacement d'attache d'un abducteur typique).

Muscles adducteurs *(adMd).*

Les quatre faisceaux sont insérés sur le tendon médian de la mandibule ; les origines sont les suivantes :

— Sur le bourrelet postoccipital, dorsalement au *crastyl* pour les faisceaux 2 et 3 ;

— Sur la lame phragmatique, pour le faisceau 4 ;

— Entre les soies du vertex pour les deux faisceaux constituant le *adMd1.*

c) **Innervation** (fig. 56, 61)

Le nerf mandibulaire *(nMd)* quitte la masse sous-œsophagienne avec le nerf maxillaire, à la base des cruras ; il passe en avant du tendon des faisceaux adducteurs et se bifurque ; une branche se dirige vers le stylet ; elle se renfle *(ggMd)* et émet à ce niveau des rameaux destinés

Source : MNHN, Paris

à la base de la mandibule et un nerf *(nMdteg)* se rendant au tégument situé entre la mandibule et le sclérite épipharyngien (astérisque fig. 52); ce petit nerf passe près du nerf labral mais sans s'y incorporer (une série de coupes d'orientation favorable nous permet de le dire). La seconde branche, latérale, se divise : un rameau dessert les faisceaux adducteurs après s'être anastomosé avec le nerf maxillaire *(anMdMx)* ; l'autre rameau passe devant le muscle *crast* et devient récurrent ; il innerve successivement le muscle *abMda*, la base du tendon des faisceaux abducteurs et enfin ces derniers.

2) LA MAXILLE

a) **Éléments squelettiques** (fig. 49, 50, 53, 55 et 57)

(Longueur de la maxille : 0,55 mm, stylet seul : 0,42 mm).

Le stylet maxillaire *(styMx)*, très effilé, présente à son extrémité distale trois dents récurrentes ; il n'y a pas de soies mais deux sensilles latéraux, un subapical, l'autre en position moyenne. La face dorsale du stylet, creusée d'une gouttière *(goMx)*, est munie de la coaptation mandibulo-maxillaire *(coMdMx)*. La base du stylet est renflée et s'articule avec l'extrémité de la sclérification stipitale, pigmentée à ce niveau ; elle est engainée par un repli membraneux stipital sur ses faces : dorsale, médiane et ventrale (fig. 57). La cavité de la lame dorsale du stylet (fig. 55 : *lamsty*) communique avec le canal interne du stylet *(casty)*. La piéce stipito-cardinale est peu développée ; la région proximale est presque uniquement composée du sclérite cardinal *(sclcd)*, complétement pigmenté ; la région distale possède une aire membraneuse plus étendue sur laquelle s'insère une soie ; cette région est renforcée par la sclérification stipitale *(sclst)*, dépigmentée sauf aux têtes articulaires.

b) **Musculature** (fig. 48, 50, 52, 53 et 57)

Elle est plus riche que celle de la maxille des genres précédents.

— Muscle distal du stylet *(styd)* : il relie la paroi ventrale du stylet à la face ventrale de la lame dorsale ; il est légèrement oblique.

— Muscle proximal du stylet *(styp)* : plus faible, son attache dorsale est voisine de celle du précédent mais il se dirige vers une région plus latérale de la base du stylet.

— Muscle prétentorial du stylet *(PTsty)* : originaire de la région moyenne du prétentorium, il s'insère sur la base ventrale du stylet. En raison de son origine assez postérieure sur le prétentorium, ce muscle agit, chez *Aleuropteryx*, comme un rétracteur contrairement au muscle homologue des autres Conioptérygidés.

Source : MNHN, Paris

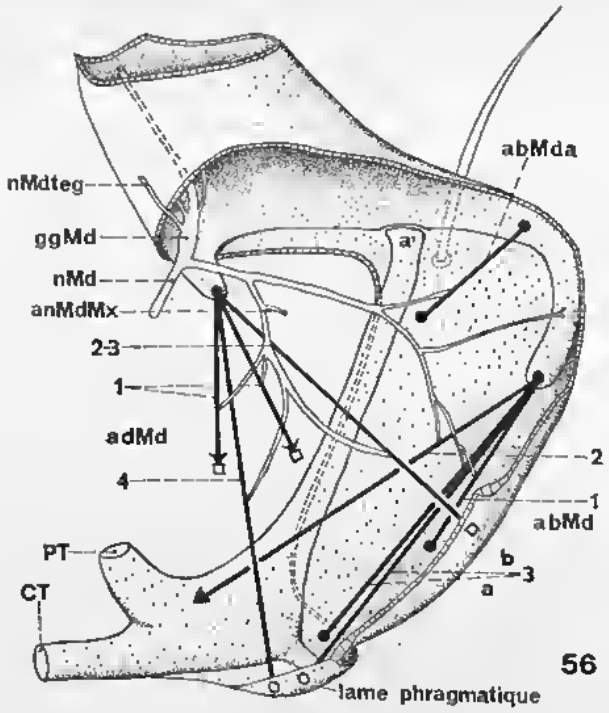


FIG. 56. — *Aleuropteryx loewi*. Vue dorsale de la musculature et de l'innervation de la mandibule.

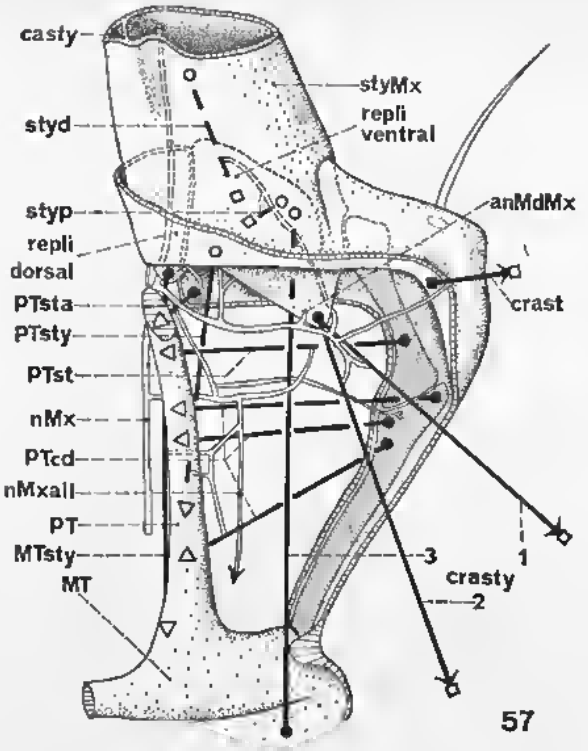


FIG. 57. — *Aleuropteryx loewi*. Vue dorsale de la musculature et de l'innervation de la maxille.

Source : MNHN, Paris

— De la base médiane du stylet, trois faisceaux d'origine métatentoriale *(MTsty)* suivent le prétentorium et s'attachent à la jonction de ce dernier au corps tentorial. Un de ces faisceaux entoure presque complétement le muscle labial prémento-tentorial antérieur *(prmtTa)*.

— Les deux faisceaux du muscle crânien du stylet *(crasty1-2)* sont insérés à l'extrémité postérieure de la lame dorsale *(lamsty)* ; leurs origines sont situées sur le bourrelet postoccipital *(bpoc)*, latéralement et en dessous de *adMd2-3* pour le *crasty1* ; le *crasty2* est plus ventral, sur la lame phragmatique au voisinage du muscle *abMd3b*.

La lame phragmatique donne également attache à un muscle très fin qui suit d'abord le muscle *abMd2* puis passe dorsalement à l'importante série des adducteurs tentoriaux stipitaux et cardinaux *(PTst* et *PTcd)* ; il pénétre dans la cavité du stylet, traverse la masse cellulaire entourant la lame dorsale du stylet sur laquelle il s'insère ; ce muscle est à rapprocher des précédents : la même dénomination lui a été donnée *(crasty3)*.

— Muscle crânio-stipital *(crast)* : ce muscle, originaire du crâne en arrière des ommatidies (il y a souvent à cet endroit une petite tache pigmentée), s'insère sur la membrane mandibulo-maxillaire, non loin de l'articulation *a'* ; il passe en arrière du nerf desservant les adducteurs et abducteurs mandibulaires et est innervé par une branche du rameau récurrent maxillaire. Ce muscle est-il homologue au *M11* de la larve d'*Osmylus* ? Si les origines crâniennes semhlent identiques, par contre l'insertion du *M11* paraît plus médio-ventrale (sur le processus « *zH* ») que celle du *crast* d'*Aleuropteryx*.

— Les puissants faisceaux des adducteurs tentoriaux des sclérites stipitaux et cardinaux sont originaires du prétentorium *(PTst* et *PTcd)*.

— Un muscle prétentorial traverse dorso-ventralement la cavité céphalique et s'attache sur la membrane reliant la maxille au labium ; il ne peut être d'origine labialc en raison de son attache tentoriale et de son innervation indubitablement maxillaire ; il est apparenté aux muscles précédents et a été noté : muscle prétentorio-stipital antérieur *(PTsta)*.

La musculature maxillaire de la larve d'*Aleuropteryx* diffère donc de celle des genres précédents par la présence des muscles crânio-stipital *(crast)*, prétentorio-stipital antérieur *(PTsta)* et du faisceau 3 du muscle crânien du stylet. En réalité, seul le premier est sans homologue alors que les deux autres se rattachent facilement au cadre précédemment établi.

c) **Innervation** (fig. 57 et 61)

Le nerf maxillaire *(nMx)*, partant dc la base des cruras, longe les faisceaux *MTsty*. La distribution nerveuse maxillaire, très complexe, peut se répartir en groupements analogues â ceux rencontrés dans les genres précédents :

— Un rameau partant latéralement du nerf maxillaire dessert les muscles *PTsta*, *PTst*, *PTcd*, *MTsty* et *PTsty* ; un nerf se rend aux sclérites

Source : MNHN, Paris

stipitaux et cardinaux et un autre longe la trachée et peut être suivi jusqu'au complexe hypocérébral *(nMxall)* ; il doit correspondre au nerf *ntrMx* des autres genres.

— Une ramification en un nerf sensoriel pour le stylet (et pour le bord médial de ce dernier) et en une branche latérale qui, d'une part, innerve la marge du stylet et la lame dorsale et, d'autre part, s'anastomose avec le nerf mandibulaire *(anMdMx)* ; au-delà, la branche maxillaire dessert les muscles *styp*, *styd* et *crasty3* ; un rameau suivant le nerf des abducteurs mandibulaires (il en est cependant bien distinct) se rend à la plaque motrice du muscle *crast* et un autre rameau innerve les faisceaux crâniens du stylet *(crasty1-2)*.

d) Système glandulaire

La glande médiane est accolée à la portion basale du canal interne du stylet. Une glande multifide à intima très nette et colorée en vert par le vert Lumière se développe dans les régions postéro-latérales de la tête ; elle entoure la lame dorsale et envoie deux diverticules dans le stylet : l'un sous la lame dorsale, l'autre latéralement dans la base du stylet, à l'emplacement de la glande latérale des autres genres ; il semble qu'une communication existe entre ce dernier diverticule et la portion antéro-latérale de la cavité de la lame dorsale ; mais nous ne pouvons être catégorique car cette région est très comprimée et les replis membraneux fort embrouillés.

E. — LE LABIUM

1) ÉLÉMENTS SQUELETTIQUES (fig. 49, 50, 53, 58 et 59)

Le labium de la larve d'*Aleuropteryx* diffère de celui des autres Conioptérygidés, en particulier par l'allongement des palpes qui atteignent l'extrémité des stylets. La languette *(lang)* se termine à l'apex du labre. Le palpe, fait d'un seul article, est porté par une pièce cylindrique simulant un article mais l'étude de la musculature nous conduira à l'interpréter comme un palpiger *(Plg)*. La base des palpigers est entourée d'une gaine formant un repli dorsal et un repli ventral (fig. 58 et 59). Ces palpigers sont contigus et leurs bases s'enfoncent dans la cavité labiale ; cette invagination, bien que moins développée, est comparable à la baguette des autres Conioptérygidés (fig. 53, 58 et 59 : *bag*). Elle reçoit des muscles tentoriaux *(b3-5)*.

La figure 59 A à F (coupes transverses schématiques à différents niveaux) montre les rapports des palpigers, des replis et de la languette. En avant (A), le repli ventral est incomplet et la languette est libre ; sur la coupe suivante (B) le repli ventral est continu, la languette s'accole à la paroi du repli dorsal et les palpigers commencent à s'attacher dorso-latéralement à ce repli ; en C, le processus s'accentue, les tendons des

Source : MNHN, Paris

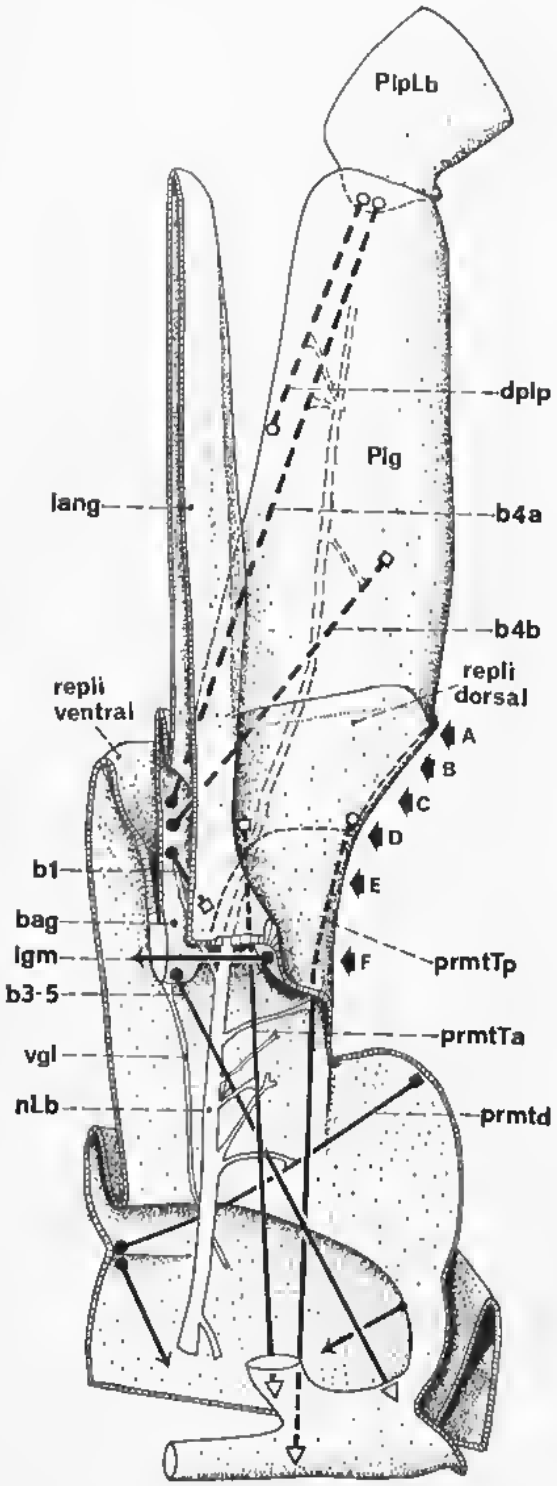


FIG. 58. — *Aleuropteryx loewi*. Musculature et innervation du labium en vue dorsale. Seul le côté droit est représenté. Le palpe est sectionné. Les flèches notées de A à F correspondent aux schémas de la figure 59.

Source : MNHN, Paris

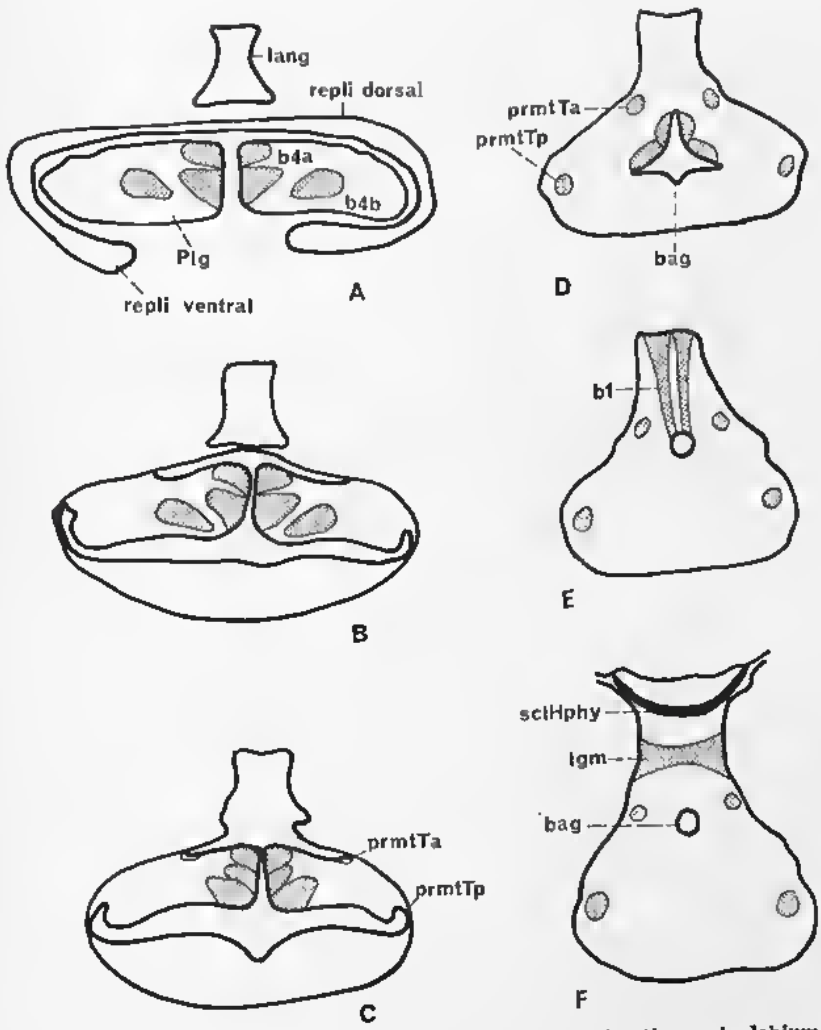


FIG. 59. — *Aleuropteryx loewi*. Coupes transversales semi-schématiques du labium aux niveaux indiqués sur la figure 58, montrant les rapports de la languette, des replis dorsaux et ventraux, des palpigers et de la baguette.

muscles *prmtTa* et *prmtTp* s'insèrent à la base du palpiger, respectivement dorso-médialement et latéralement ; en arrière (D), la baguette est libre à l'intérieur de la cavité labiale et, postérieurement, la face dorsale de la languette se continue par le sclérite hypopharyngien *(sclHphy)*.

Le repli ventral porte trois paires de soies ; il est plus étroit qu'à la base des palpigers et est légèrement sclérifié (fig. 49). Il est relié, de chaque côté, par une large région membraneuse recouvrant la base médio-ventrale du stylet maxillaire et sur laquelle s'attachent deux muscles (fig. 49) ; l'un, près du sclérite labial (le muscle prétentorio-stipital antérieur, *PTsta*), indique le domaine maxillaire : c'est le repli ventral de la figure 57 ; l'autre muscle, plus latéral, est labial : c'est le

Source : MNHN, Paris

premental dorsal *(prmtd)*, il sera discuté plus loin. La limite maxillo-labiale passe donc en arrière du muscle *PTsta*, coupe transversalement l'aire membraneuse et contourne par l'avant l'attache du muscle labial *prmld*. Ainsi le labium, dans sa région postérieure, est triparti : en avant, une aire plus indurée est flanquée d'aires membraneuses se reliant latéralement à la région métatentoriale et au bourrelet postoccipital ; en arrière, les sillons limitant latéralement l'aire médiane s'estompent et un pli transverse relie le labium au prothorax.

La languette (fig. 58 et 59).

La languette *(lang)*, insinuée entre les stylets, présente une section transverse trapézoïdale ; ses faces : latérales et ventrale sont indurées ; sa paroi dorsale est souple sauf dans sa région orale, en continuité avec le sclérite hypopharyngien. Proximalement, la face ventrale de la languette se relie au pli dorsal prélabial et ses faces latérales, plus indurées, sont soudées à la paroi dorsale du prélabium. Un ligament transverse *(lgm)* est inséré de chaque côté, à la base de la languette, au niveau de la fermeture latérale de la cavité cibariale dans une zone où les domaines mandibulaire, maxillaire et labial sont laminés entre les appendices et les régions sternales hypopharyngiennes.

La seule étude des sclérites nous conduirait à une interprétation simple du labium : un postlabium large, un prélabium plus étroit portant des palpes bi-articulés, la languette pouvant être une ligula. Mais l'étude de la musculature contredit cette interprétation.

2) MUSCULATURE (fig. 52, 53, 58)

Deux muscles s'insèrent à la base du palpe ; l'un *(dplp)*, court, s'attache médio-ventralement au milieu du palpiger ; l'autre, formé de deux faisceaux, vient de la face dorso-latérale de la baguette. On peut le comparer au *b4a* de *Conwentzia* (interprété comme résultant de la réunion du *lplp* et du *b4* des deux autres genres).

Le muscle *b4b* vient de la baguette, près du *b4a* et s'insère sur la région dorsale proximale du palpiger. Il faut remarquer qu'il pénètre plus profondément dans le palpiger que chez les autres Conioptérygidés.

Originaire d'une région latérale du labium, non loin du sclérite stipital, un muscle *(prmld)* se dirige vers l'arrière, franchit le pli membraneux de la base du labium et s'insère médialement à côté de son symétrique sur la paroi ventrale de la membrane labio-prothoracique. Légèrement en arrière, s'attachent des faisceaux musculaires longitudinaux ventraux. La présence de muscles longitudinaux ventraux plus latéraux oblige à faire remonter la limite segmentaire vers l'avant en traversant le pli précité. L'attache proximale du muscle *prmld* est submentale (ou précostale) ; son insertion distale peut être soit prémentale soit mentale. La position très latérale de cette insertion nous incite à rejeter l'homologie de ce muscle au submento-mental (n° 22) de Das ou au muscle médian *(rsl)* de Snodgrass ; il est plus comparable au prémental latéral

Source : MNHN, Paris

(n° 20) de Das ou au *2adlb* de Snodgnass dont l'attache, primitivement tentoriale, se serait déplacée. Par comparaison avec le cas des autres genres de Conioptérygidés, nous l'avons encore nommé : muscle prémental dorsal *(prmtd)*.

Du métatentorium sont originaires trois muscles :

— Le muscle prémento-tentorial antérieur *(prmtTa)* se dirigeant vers la marge dorsale du palpiger (nous avons signalé que ce muscle est entouré presque complètement par un faisceau du muscle maxillaire *MTstp*) ;

— Le muscle prémento-tentorial postérieur *(prmtTp)* allant à la base du palpiger ;

— Deux faisceaux traversant en oblique la cavité céphalique ; rejoignant leurs symétriques, ils s'insèrent à l'extrémité de la baguette ; ils sont homologues aux muscles *b3* et *b5* des autres genres.

De la face dorsale de la baguette, entre les faisceaux précédents et le *b4b*, part un muscle *(b1)* qui aboutit sur la portion antérieure du sclérite hypopharyngien, en avant du ligament *(lgm)* et du dilatateur ventral du cibarium *(dvc)*.

On retrouve chez *Aleuropleryx* les deux cordons cellulaires *(vgl)* partant de l'extrémité de la baguette ; trajet et structure sont semblables à ceux décrits chez les autres genres.

3) INNERVATION (fig. 58 et 61)

Le nerf labial *(nLb)* sort en position ventrale de la masse sous-œsophagienne ; il se dirige vers l'avant et pénètre dans le palpiger. Peu après son départ, il envoie, latéralement et vers l'arrière, un nerf *(njuga)* qui, au niveau d'un renflement, reçoit des fibres de la masse sous-œsophagienne ; il remonte ensuite le long du cerveau *(njugp)* et dessert les soies du vertex et la musculature collaire dorsale. Le nerf labial innerve successivement les muscles *prmtd* (et le tégument sous-jacent), *prmtTa*, *prmtTp*, *b3-5* et *b1*. Dans le palpiger, il dessert les muscles *b4a*, *b4b* et *dplp*.

F. — LE SYSTÈME NERVEUX
(fig. 60, 61 et 62)

1) LE CERVEAU ET LA MASSE SOUS-ŒSOPHAGIENNE

Le cerveau *(cerv)* et la masse sous-œsophagienne *(msoe)* sont entièrement logés dans le prothorax. Les cruras *(cr)* sont longs et reliés en leur milieu par la commissure sous-œsophagienne *(3K)*. Tous les nerfs sont étirés et présentent des trajets sensiblement parallèles dans la cavité céphalique. La masse sous-œsophagienne donne naissance par sa face antérieure aux nerfs mandibulaires et maxillaires qui cheminent dans le cortex et suivent les cruras avant de rejoindre leurs territoires respec-

Source : MNHN, Paris

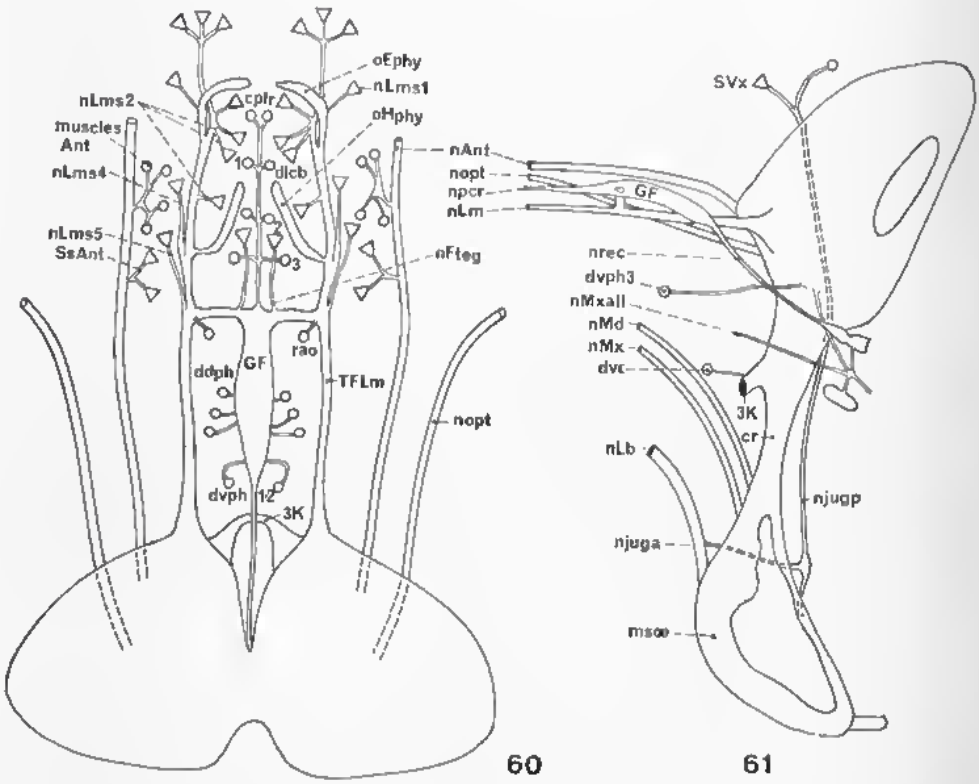


FIG. 60. — *Aleuropteryx loewi*. Vue dorsale du cerveau et du système fronto-labral (la commissure sous-oesophagienne est indiquée).

FIG. 61. — *Aleuropteryx loewi*. Vue interne de la moitié droite des centres nerveux céphaliques et des nerfs qui en sont issus.

tifs. Le nerf labial se distingue ventralement du neuropile mais ne sort du cortex que plus en avant. Nous avons déjà signalé la liaison entre le système des nerfs jugulaires et la face dorsale de la masse sous-œsophagienne.

Du cerveau partent ventro-latéralement le nerf antennaire *(nAnt)* et le nerf optique *(nopt)* ; ils suivent le prétentorium et se séparent distalement. Le nerf optique passe au-dessus des faisceaux adducteurs mandibulaires *(adMd2)* et rejoint les cinq ommatidies. Le nerf antennaire dessert les soies supra-antennaires *(SsAnt)* et les muscles de l'antenne avant d'innerver cette dernière.

Le tronc fronto-labral *(TFLm)*, issu de la région antérieure du cerveau, est très allongé ; la racine du ganglion frontal *(RGF)* ne s'en sépare qu'au niveau du muscle rétracteur de l'angle oral qu'elle innerve et contourne par l'avant ; un petit nerf *(nLms5)*, issu de la jonction du nerf labral et de la racine, se termine à la base du prétentorium. Le nerf labral *(nLm)* dessert l'organe hypopharyngien *(oHphy)* ; chez *Aleuropteryx*, ces organes sont nettement séparés. Plusieurs nerfs *(nLms2)* se rendent à la paroi épipharyngienne et, passant entre les muscles *cplr* et *dlcb1*, un amas cellulaire allongé *(oEphy)* se termine contre la paroi

Source : MNHN, Paris

épipharyngienne de chaque côté ; chaque organe épipharyngien contient des gouttelettes éosinophiles mais nous ne pouvons dire s'il s'agit d'organes sensoriels ou glandulaires (ou des deux) ; par analogie avec les organes présents chez les autres genres, nous les avons également notés : *oEphy*. Signalons que Denis (1928) mentionne des inclusions colorables dans les ganglions épipharyngiens chez le Collembole *Anurida*.

En outre, partant du cerveau non loin des cruras, un nerf longe latéralement le tube digestif et rejoint les dilatateurs ventraux du pharynx les plus postérieurs *(dvph3)*.

2) LE SYSTÈME DU GANGLION FRONTAL

Le ganglion frontal *(GF)*, situé en arrière des prétentorinas, se termine peu avant le bord postérieur de la capsule céphalique. Le nerf procurrent *(npcr)* dessert la musculature clypéo-labrale et les semi-annulaires dorsaux ; un nerf *(nFteg)*, issu de la racine, se termine dans l'épiderme situé immédiatement en avant de la suture épistomienne. L'innervation de la musculature dorsale pharyngienne est assurée par des nerfs issus du ganglion frontal ; l'extrémité postérieure de ce dernier envoie, de chaque côté, un nerf aux muscles pharyngiens ventraux *(dvph1-2)*. Le nerf récurrent *(nrec)* longe la paroi dorsale du pharynx et aboutit au ganglion hypocérébral.

3) LE COMPLEXE HYPOCÉRÉBRAL (fig. 61 et 62)

La région postérieure du ganglion hypocérébral *(ghyp)* s'accole aux corps cardiaques *(cc)* ; ces derniers ont la forme habituellement

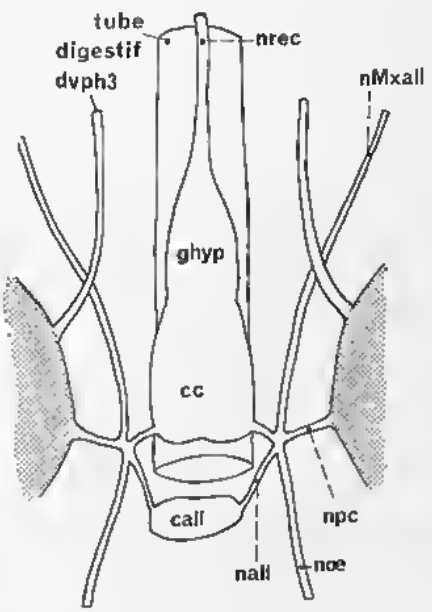


Fig. 62. — *Aleuropteryx loewi*. Complexe hypocérébral en vue dorsale.

Source : MNHN, Paris

rencontrée chez les Coniopterygidés ; de leurs extrémités postérieures naît, de chaque côté, un nerf *(npc)* qui pénètre dans le cerveau après avoir reçu le nerf *(nMxall)* venant de la maxille en longeant le tronc trachéen ; de ce carrefour partent également le nerf œsophagien *(noe)* et le nerf *(nall)* se rendant aux corps allates. Les corps allates *(call)* forment une masse impaire sous le tube digestif ; contrairement au cas des autres Coniopterygidés, leur position est médiane chez *Aleuropteryx.*

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE V

LA LARVE DE CHRYSOPA

Les seules études détaillées sur les larves de *Chrysopa* sont dues à Principi (1940, 1947 *a*, 1954 et 1956). Les auteurs précédents n'ont donné qu'une figuration (souvent des photographies) de la pigmentation céphalique ; or, celle-ci est susceptible de varier et il est très difficile, voire impossible, de différencier les larves des espèces suivantes : *Chrysopa ventralis*, *C. ciliata*, *C. clathrata*, *C. vittata*, *C. viridana* et la larve présentement étudiée. La chétotaxie nous semble un meilleur critère ; la soie paire clypéo-labrale (fig. 63 : S 12), située légèrement en arrière et latéralement aux attaches des faisceaux cibariaux, ne se retrouve, parmi les espèces décrites par Principi, que chez *C. viridana* Schn. ; par contre, cette espèce présente de nombreux sensilles au niveau des grandes soies céphaliques dorsales (fig. VII et VIII de Principi, 1954), sensilles qui sont absents chez l'espèce décrite ici ; en outre, cette dernière larve se recouvre de débris, ce que ne fait pas *C. viridana* (selon Lacroix, 1921 et Principi, 1954 : p. 373). Il faut donc attendre le résultat d'élevages en cours pour nous prononcer sur le nom de l'espèce.

A. — LA CAPSULE CÉPHALIQUE

La forme de la capsule céphalique est sensiblement trapézoïdale (fig. 63). Les yeux, formés chacun de six ommatidies, sont situés aux angles latéro-antérieurs ; les antennes sont insérées prés du bord antérieur, au-dessus des stylets. Ces derniers, très écartés de leurs symétriques, sont en forme de crochets très mobiles (ils peuvent se croiser). Le clypéo-labre ne présente pas de prolongement antérieur ou languette comme chez les Conioptérygidés ; il est presque rectiligne. L'arrière de la tête est enfoncé dans le prothorax. Ventralement, le labium présente une paire de palpes allongés ; latéralement, la maxille est formée d'un crochet à base renflée et d'une pièce stipito-cardinale ; l'extrême base de la mandibule est visible. Le foramen occipital est grand mais, contrairement au cas des Conioptérygidés et des Myrméléonidés, son ouverture est dirigée ventralement.

Source : MNHN, Paris

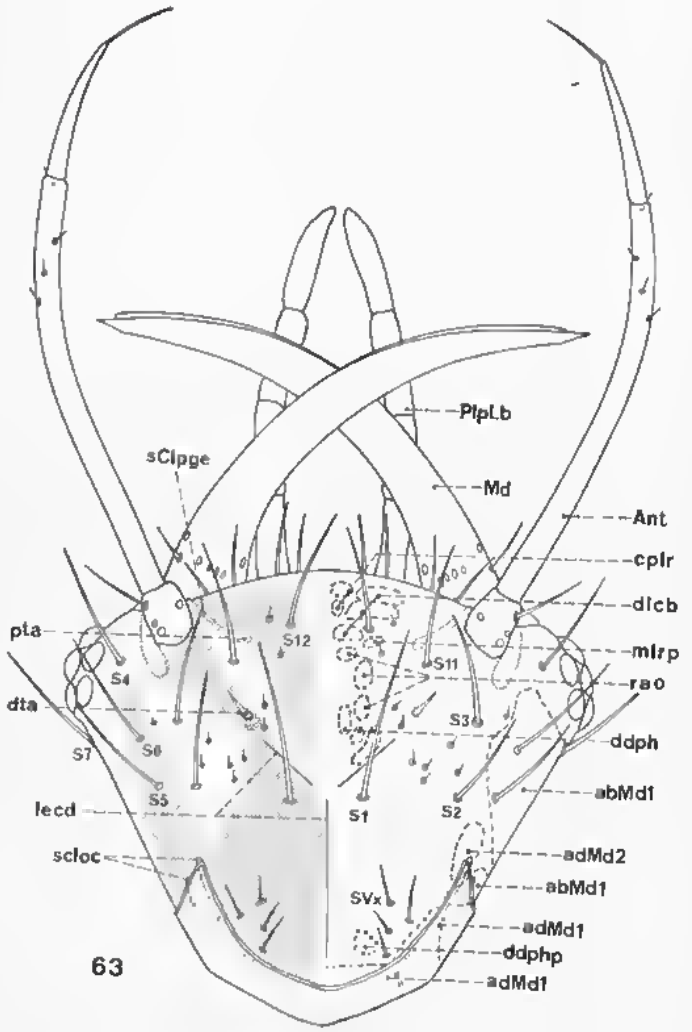


FIG. 63. — *Chrysopa*. Larve. Vue dorsale de la tête. La chétotaxie labiale n'est pas représentée et la pigmentation n'est indiquée que sur le côté gauche.

1) LES AIRES ET LES SUTURES

La face dorsale de la tête (fig. 63), régulièrement sclérifiée, ne présente que peu de sutures. Les prétentorinas *(pta)*, situés en avant, sont très écartés. Ils sont prolongés, vers l'avant, par un fort bourrelet qui, passant ventralement à l'antenne, atteint à ce niveau la marge dorsale du stylet mandibulaire (fig. 67 : *c*); il se termine dorsalement entre les soies céphaliques *S3* et *S4* (fig. 63). Ce bourrelet, déjà figuré par PRINCIPI dans ses études sur les Chrysopides, est de nature complexe : la portion comprise entre les prétentorinas et l'articulation mandibulaire *(c)* correspond à la suture clypéo-génale *(sClpge)* décrite chez les Conioptéry-

Source : MNHN, Paris

gidés ; la partie latéro-dorsale, entre l'antenne et les ommatidies, n'a pas d'équivalent dans cette dernière famille ; nous reviendrons sur cette question.

La suture épistomienne manque : aucune dépression externe ni crête interne ne relie les prétentorinas ; la limite clypéo-frontale ne sera donc indiquée que par les attaches musculaires (fig. 63). A l'avant, l'aire clypéo-labrale (il n'y a pas de suture entre labre et clypéus) est marquée par les attaches des faisceaux dilatateurs du cibarium *(dlcb1-2-3)* et des deux faisceaux du compresseur du labre *(cplr)* ; à l'arrière, le domaine frontal est repérable par les origines des faisceaux rétracteurs de l'angle oral *(rao)*, des dilatateurs pharyngiens *(ddph)* et du muscle labral postéricur *(mlrp)*. En arrière de ces attaches, une ligne en Y (fig. 63 : *lecd*), assez peu visible, apparaît comme une zone de moindre résistance se déchirant lors de la mue. Bien qu'elle soit à l'emplacement des sutures frontales et de la suture coronale, ses bras antérieurs ne se dirigent pas vers les prétentorinas, comme le feraient des sutures frontales typiques, mais vers les supratentorinas ou empreinte du bras dorsal du tentorium *(dta)* ; ce serait là le trajet de suturcs postfrontales. On peut essayer de reconstituer, d'une manière théorique, le parcours de ces sutures : de chaque côté, en arrière des muscles pharyngiens, les deux sutures, frontale et postfrontale, d'abord confondues, divergeraient ; la première rejoindrait directement les prétentorinas et la seconde pourrait rejoindre l'extrémité latéro-dorsale du bourrelet circum-antennaire en passant (ou non) par les supratentorinas ; l'aire comprise entre ces sutures porte les antennes ; la soie *S11* et les sensilles insérés sur cette région sont desscrvis par le nerf antennaire. On songe à un postfront.

Les régions postérieurcs et latérales de la capsule céphalique sont plus développées que chez les Conioptérygidés. Une bande de tégument porte, de chaque côté, quatre soies *(S1, S2, S3* et *S4)* dont la médiane *(S1)* est grande ; ees soies sont desservies par un nerf issu du cerveau (fig. 74 : *nteg*). En arrière, le vertex présente quatre soies *(SVx)* et donne également attache aux muscles pharyngiens postérieurs *(ddphp)*. L'arrière de la tête est caché par un repli prothoracique qui atteint ventralement les métatentorinas et dorsalement les grandes soies céphaliques *(S1, S2* et *S5)*. La paroi interne de ce repli se soude à une grande surface de la région postérieure de la capsule céphalique ; la limite de cet accolement est indiquée par un double trait sur les figures 63 et 64 ; dorsalement, cette limite est soulignée par deux crêtes sclérifiées (la crête latérale est plus courte) notées *scloc* (fig. 63). Ainsi les régions postérieures de la tête présentent une double paroi (bien visible sur coupe en raison de la coloration rouge prise par l'exocuticule) dont la face antérieure reçoit des muscles mandibulaires et maxillaires et la face postérieure donne attache à des faisceaux longitudinaux dorsaux. Ce dispositif n'est pas sans rappeler celui décrit par Sundermeier (1940) chez la larve dc *Myrmeleon* : les deux bandelettes de *Chrysopa* seraient homologues aux fossettes de la capsule eéphalique ; chacune recevant un processus *(Z)* de la membrane collaire, l'ensemble forme un « bouton pression » ; rappelons qu'*Osmylus* présente également une sclérification : *occAl* (Wundt, 1961). S'il est facile d'interpréter les régions ventrales et latérales à double paroi comme un phragme particulièrement déve-

Source : MNHN, Paris

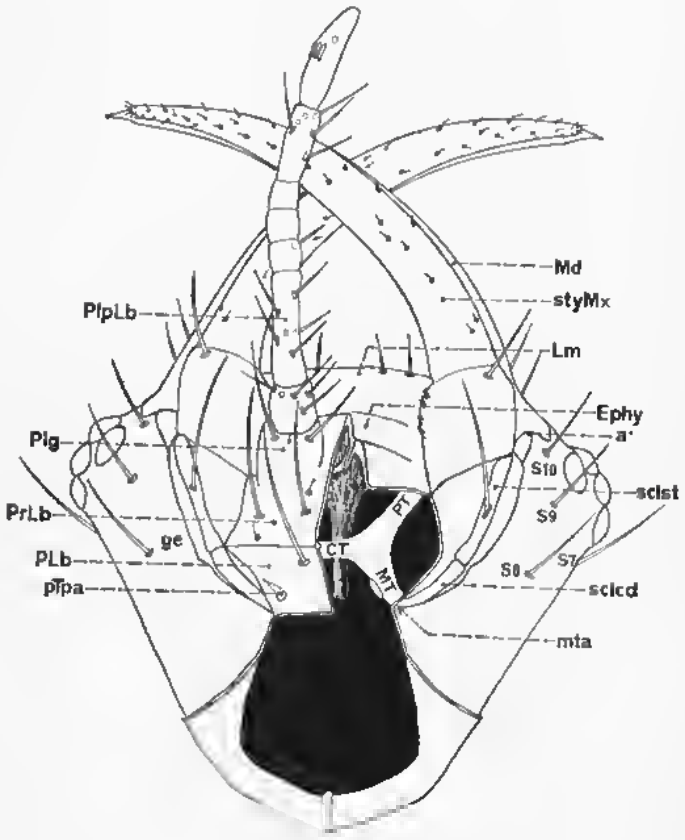


FIG. 64. — *Chrysopa*. Vue ventrale de la tête (antennes non représentées et labium sectionné à droite).

loppé, par contre l'exemple de *Myrmeleon* où, d'après la figure 1 de SUNDERMEIER, le processus *Z* peut se libérer de la fossette, nous inciterait à penser que chez *Chrysopa* la soudure des téguments au niveau des sclérifications *(scloc)* est secondaire ; ces sclérites n'appartiendraient donc pas au postocciput mais se seraient développés sur une région occipitale.

La géna *(ge)*, latéro-ventrale, reçoit des muscles mandibulaires et maxillaires (on pourrait parler de postgéna pour les attaches de ces derniers) ; les soies *S7*, *S8* et *S9* sont desservies par le nerf mandibulaire. La marge ventrale de la géna (ou subgéna) est fortement sclérifiée comme chez les Conioptérygidés et forme le cadre oral ; celui-ci, réuni au phragme dans la région métatentoriale, porte à son extrémité antérieure l'articulation postérieure de la mandibule *(a')*. La géna est échancrée sous les ommatidies par la base du stylet mandibulaire ; le pleurostome est court. L'hypostome, compris entre l'articulation postérieure de la mandibule et l'articulation maxillaire, est relié à la maxille par une aire membraneuse ; par contre, la région adjacente au cadre oral ne reçoit que des muscles mandibulaires ; il y a donc, comme chez les Conioptérygidés, extension du domaine mandibulaire très loin vers l'arrière et

Source : MNHN, Paris

la postgéna (maxillaire par définition) se réduit à un fin liséré au bord du cadre oral où s'attache la maxille et aux attaches des muscles maxillaires *(crast* et *crasty)*. Il n'y a ni pont hypostomien ni gula, modifications fréquentes des têtes prognathes.

2) LE TENTORIUM

Nous avons signalé la position antérieure des prétentorinas *(pta)*. Les métatentorinas (fig. 64 : *mta*) sont situés sensiblement au tiers de la capsule céphalique ; à la différence des Conioptérygidés, les métatentoria *(MT)* de *Chrysopa* sont longs et le corps tentorial *(CT)* a une position moyenne dans la cavité céphalique.

a) **Tentorium antérieur** (ou prétentorium : *PT*)

Presque rectiligne, le prétentorium aboutit sur la capsule céphalique légèrement en arrière du niveau de l'insertion des antennes. Se détachant au milieu du prétentorium, le bras dorsal *(DT)* ou supratentorium apparaît comme une lame effilée reliée au crâne par un éventail de formations fibrillaires ; il reçoit la musculature antennaire et, près de sa jonction avec le prétentorium, les deux petits faisceaux musculaires *(DTMd)*.

b) **Tentorium postérieur** (ou métatentorium : *MT*)

Le métatentorium est plus allongé que chez les Conioptérygidés ; sa face dorsale donne attache à une partie de la musculature pharyngienne ventrale ; le muscle labial *prmlTp* vient de sa face ventrale. Le métatentorium émet un processus (fig. 73 : *pTp*) intéressant l'endo- et l'exocuticule et relié à la membrane labio-prothoracique par un tractus de même aspect que celui du supratentorium ; ce tractus détermine sur le tégument une dépression allongée (fig. 64 : *pTpa*). Ce processus tentorial postérieur sera interprété ultérieurement.

c) **Région métatentorinale**

La région des métatentorinas est une des plus complexes de la capsule céphalique ; nous avons déjà vu que son interprétation était malaisée chez *Aleuropteryx*. Tous les métamères gnathaux (et probablement aussi le prothorax) y sont représentés. Les parois de l'invagination métatentoriale se continuent, vers l'arrière et dorsalement, par une forte crête entourant le foramen occipital et, vers l'avant, par la subgéna.

Source : MNHN, Paris

d) Corps tentorial (*CT*)

Le corps tentorial est relativement court et donne attache aux deux paires de faisceaux du dilatateur ventral du cibarium *(dvc)* et aux premiers dilatateurs ventraux pharyngiens.

B. — L'ANTENNE
(fig. 63 et 65)

L'antenne *(Ant)* de la larve de *Chrysopa* est triarticulée. L'article basal est court (0,10 mm) et porte une longue soie simple et trois organes placoïdes. L'article moyen est long (0,65 mm) ; son ornementation devient réticulée et pigmentée à son apex ; quatre sensilles sont insérés dans son tiers distal. L'article terminal, fortement réticulé et pigmenté, porte à son extrémité une longue soie (0,10 mm) entourée de trois sensilles simples et d'un sensille claviforme. La base antennaire ne présente pas d'articulation.

Musculature et innervation (fig. 70, 71 et 75).

Comme chez les Conioptérygidés, l'antenne est mue par quatre muscles *(adAnt, avAnt, pdAnt* et *pvAnt)* mais chez *Chrysopa* ils viennent du bras dorsal du tentorium, non loin de sa jonction avec le prétentorium. Ces muscles, insérés à la base du premier article, sont desservis par un rameau du nerf antennaire qui envoie auparavant un filet nerveux à la soie *S11* et aux deux sensilles voisins. A l'intérieur du premier article, existent plusieurs organes chordotonaux et il nous semble qu'un très fin muscle relie la base de cet article à la base du second ; aucune striation n'est visible et nous ne sommes pas absolument certain qu'il s'agisse vraiment d'un muscle.

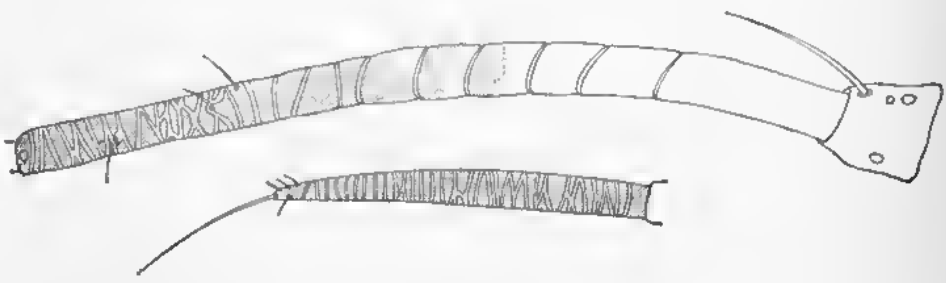


Fig. 65. — *Chrysopa*. Vue dorsale de l'antenne (le troisième article a été séparé des deux premiers).

Source : MNHN, Paris

C. — LA CAVITÉ CIBARIALE ET LE PHARYNX

1) ÉLÉMENTS SQUELETTIQUES

Chez *Chrysopa*, la cavité cibariale, allongée transversalement en raison de la position latérale des stylets, est close en avant par une coaptation entre l'épipharynx et la face dorsale du prélabium.

a) Épipharynx

On peut distinguer de chaque côté trois régions dans l'épipharynx (fig. 70). Au centre, la paroi épipharyngienne présente trois plissements transverses dont les sillons, notés 1, 2 et 3 sur les figures 67 et 70, sont déterminés par les attaches des muscles *dlcb1-2-3* et *cplr*. La crête, située entre les sillons 1 et 2 et venant en contact avec la paroi dorsale hypopharyngienne, limite à l'avant une cavité profonde et large formée par le premier sillon : c'est la cavité cibariale (fig. 67 : *cb*). Les sillons distaux (2 et 3) sont moins marqués et plus courts. La seconde région que nous pourrons distinguer dans l'épipharynx forme un sillon oblique (fig. 70 : 4), latéral aux sillons distaux précédents (2 et 3). Placé en regard du débouché du canal alimentaire, il conduit la nourriture à la cavité cibariale ; il commence à l'apex du sclérite épipharyngien *(sclEphy)* soudé proximalement au sclérite hypopharyngien ; distalement, le sillon s'estompe. Latéralement, entre le sillon 4, la marge mandibulaire et le bourrelet circum-antennaire, s'étend la troisième région ; elle recouvre la base du stylet mandibulaire et est légèrement concave.

b) Repli prélabial et hypopharynx

La coupe sagittale de la figure 67 montre la coaptation des plissements dorsaux épipharyngiens et des plissements ventraux prélabiaux et hypopharyngiens. Le bord antérieur du prélabium *(repli PrLb)* est engagé dans le sillon épipharyngien 3 ; en arrière, débouche un conduit impair sclérifié résultant de la jonction de canaux pairs des glandes labiales ; l'orifice « salivaire » *(slv)* a donc une position typique, contrairement au cas des Conioptérygidés. On admet que l'orifice salivaire marque la limite prélabium-hypopharynx (mais ce n'est pas une limite métamérique) ; ainsi le repli postérieur à cet orifice est hypopharyngien, sa crête est en face du sillon épipharyngien 2 ; puis la paroi hypopharyngienne devient sensiblement plane et ne suit pas le profond et large sillon proximal épipharyngien qui forme, comme nous l'avons vu au paragraphe précédent, la cavité cibariale. En arrière commence le pharynx ; il n'offre rien de particulier.

Source : MNHN, Paris

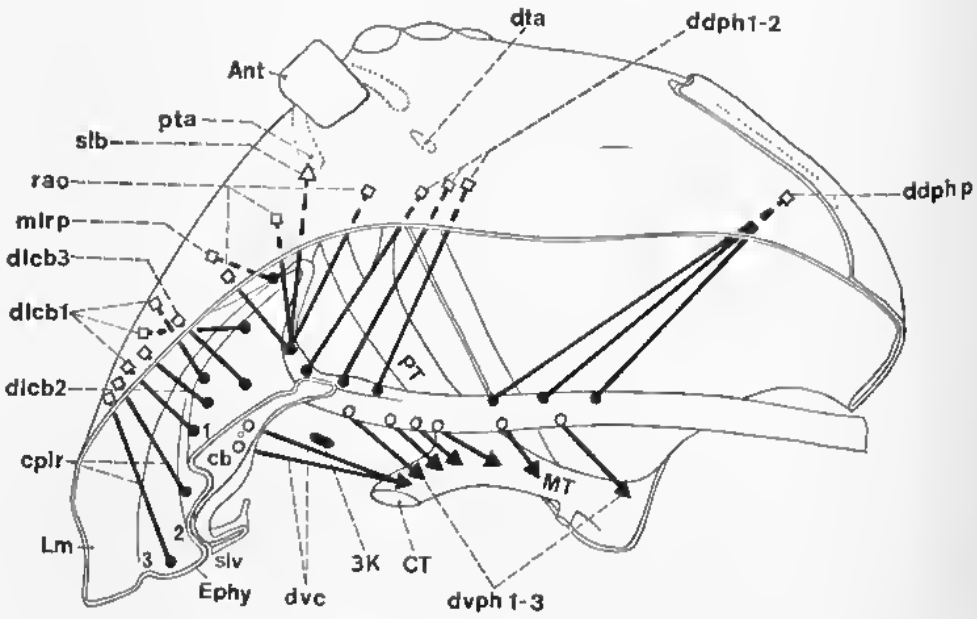


FIG. 66. — *Chrysopa*. Vue oblique légèrement dorsale de la moitié droite de la capsule céphalique (seul l'article basal de l'antenne est représenté).

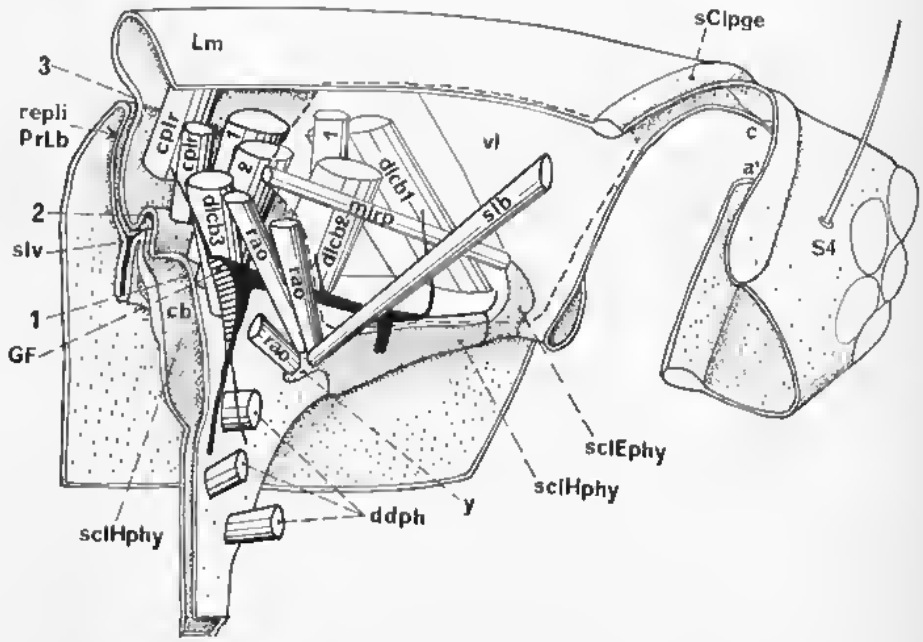


FIG. 67. — *Chrysopa*. Vue dorsale de la musculature clypéo-labrale et pharyngienne dorsale (au sens large), côté droit. La section sagittale, vue en perspective, montre les plissements tégumentaires de l'épipharynx, du prélabium et de l'hypopharynx (les plis sont notés : 1, 2 et 3). Les muscles situés sous le velum (vl) sont figurés en traits plus fins. Le système nerveux (en noir) est seulement mis en place.

Source : MNHN, Paris

La paroi ventrale des cavités préorales est indiquée sur la figure 73. En avant, la face dorsale du repli prélabial est relativement peu incurvée : elle épouse la courbure du pli épipharyngien. La paroi postérieure à l'orifice salivaire, hypopharyngienne, forme une courte crête transversale ; le tégument est épais mais non pigmenté ; en allant vers l'arrière, la paroi plus mince se colore en brun et se sclérifie. Le sclérite hypopharyngien *(sclHphy)* s'étend latéralement et se prolonge par un processus antéro-latéral *(palHphy)*. La figure 69 montre les rapports des sclérifications hypopharyngiennes et des attaches musculaires ; on constate, d'après les figures 69 et 73, que ce processus sépare deux aires : l'une, médiane, donnant attache au muscle labial *b2*, l'autre, latérale, qui reçoit une innervation sensorielle du nerf labial (marquée d'un astérisque sur la figure 73). La limite antérieure de l'hypopharynx suit donc un trajet sinueux : partant de l'orifice salivaire, elle passe en arrière de l'attache dorsale du muscle *b2*, contourne par l'avant le processus *palHphy* et rejoint en arrière la zone membraneuse complexe de la base des stylets mandibulaire et maxillaire. En réalité cette limite n'est qu'apparemment tortueuse car, sachant que les trois métamères gnathaux participent à la formation de l'hypopharynx, il est plausible d'admettre l'origine labiale de ce processus *(palHphy)*.

Sur le sclérite hypopharyngien, une paire d'organes (sensoriels ?) situés entre les insertions des faisceaux *dvc* et une paire plus latérale sont desservies par un nerf issu du système labral. Ces organes ont été notés *oHphy*.

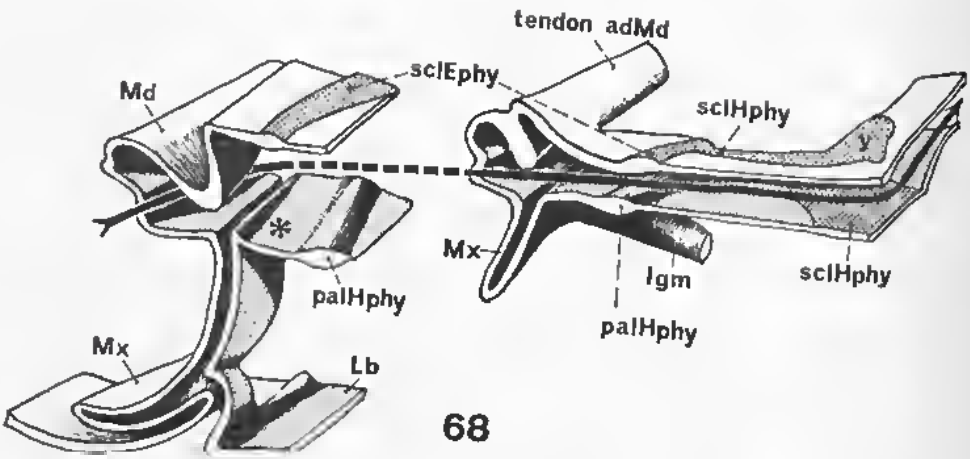
En arrière, la paroi hypopharyngienne, située de chaque côté du pharynx se courbe, remonte dorsalement et rejoint la paroi épipharyngienne, fermant ainsi postérieurement la cavité cibariale. Visible sur la figure 67, cette région hypopharyngienne postéro-dorsale, d'une part, envoie médialement le bras oral *(y)* donnant attache aux muscles rétroganglionnaires *(rao* et *slb)* et, d'autre part, se soude latéralement au sclérite épipharyngien *(sclEphy)* précédemment décrit et opposé dorso-ventralement au processus antéro-latéral hypopharyngien (fig. 68 : *palHphy*). L'ensemble des sclérifications forme donc une gouttière transversale dont la concavité regarde vers l'avant ; son axe n'est pas rectiligne : c'est un V très évasé dont la pointe, ouverte, communique avec le pharynx. La sclérification est interrompue dorsalement entre les bras oraux ; aucun muscle ne s'attachant sur le tégument situé entre ces derniers, il n'y a pas, chez *Chrysopa*, de prépharynx (1).

c) **Velum** (fig. 67 : *vl*)

Nous nommons « velum » une lame fibrillaire paucinuclée située de chaque côté dans la cavité céphalique antérieure ; en coupe transverse,

(1) Gaumont (1965) signale chez la larve de *Sisyra* un pharynx en Y et imagine même une série évolutive du « tube digestif antérieur » des Planipennes. Or, il semble que ces sclérifications n'appartiennent pas au pharynx mais à l'hypopharynx. L'auteur indique (p. 343) la présence de muscles d'origine « labrale » insérés sur ce pharynx. Cela est surprenant. Peut-être s'agit-il de dilatateurs cibariaux. Il est évident que seules des études plus précises portant sur la musculature et sur le système nerveux permettront de situer la bouche (au sens morphologique) et d'interpréter ces formations squelettiques.

Source : MNHN, Paris



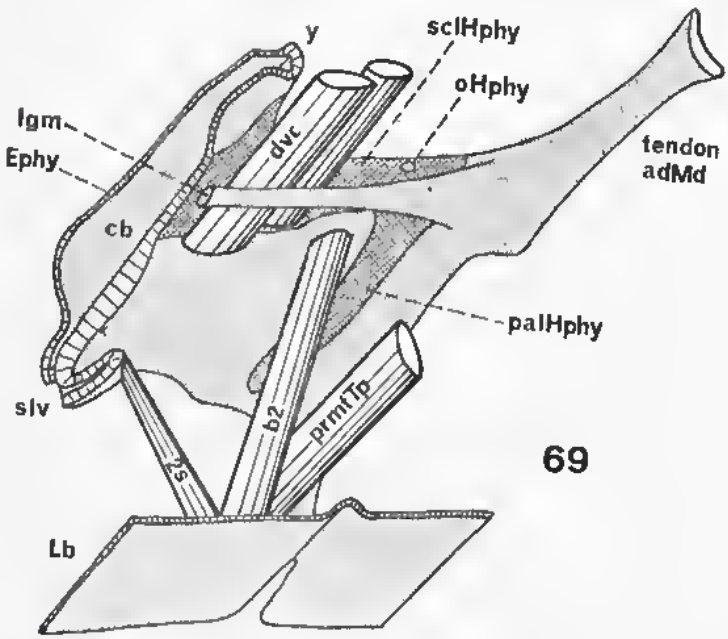


Fig. 68. — *Chrysopa*. Vue perspective du côté droit de la base des stylets, mandibulaire et maxillaire, du labium, des sclérifications épipharyngiennes et hypopharyngiennes. Les deux schémas se raccordent. La flèche indique le trajet de la nourriture depuis le canal alimentaire, ménagé entre les stylets jusqu'au pharynx (orientation : de l'avant vers l'arrière, de la gauche vers la droite).

Fig. 69. — *Chrysopa*. Vue perspective des mêmes régions (fig. 67) ; les muscles sont représentés (orientation : de l'arrière vers l'avant, de gauche à droite, de bas en haut).

Source : MNHN, Paris

elle est dirigée médio-dorsalement à ventro-latéralement ; en coupe longitudinale elle présente une orientation antéro-dorsale à postéro-ventrale. Ses limites sont représentées en traits interrompus sur la figure 67. Elle s'attache sur la marge dorsale du sclérite en gouttière hypopharyngien, suit le faisceau médian du rétracteur de l'angle oral et rejoint la paroi clypéo-labrale, au niveau de l'attache du muscle labral postérieur *(mlrp)* ; le velum est accolé à la face dorsale de ce muscle ; en avant de cette dernière attache musculaire, les fibres médianes du velum sont diffuses et ce dernier semble interrompu ; il rejoint, vers l'avant, la paroi labrale et se poursuit latéralement jusqu'à la suture clypéo-génale, légèrement en avant des prétentorinas ; il prend ensuite attache sur la paroi épipharyngienne, longe la limite mandibulaire et aboutit enfin au sclérite hypopharyngien d'où nous étions partis.

Ce velum, incomplet dans le plan sagittal, sépare donc, de chaque côté de la cavité générale céphalique, une cavité antérieure contenant la musculature clypéo-labrale. Wundt (1961) décrit chez *Osmylus* une formation comparable (« Ligamentsegel » : *Ligs*) que Denis (1963) interprète comme une séparation des domaines mandibulaire et rostro-tritocéphalique ; mais il faut remarquer la position dorso-latérale du muscle *slb* de *Chrysopa* par rapport à cette formation ; ce muscle est donc situé du côté de la musculature mandibulaire et il n'y a probablement pas lieu d'attribuer de valeur dissépimentaire à ce velum.

2) MUSCULATURE (fig. 63, 66, 67 et 70)

a) **Musculature clypéo-labrale**

Muscle compresseur du labre *(cplr)*. Deux faisceaux médians d'origine labrale s'insèrent sur l'épipharynx.

Muscle dilatateur du cibarium *(dlcb)*. De la paroi cibariale partent de nombreux faisceaux ; ils sont disposés en trois rangées transverses :

— Groupe antérieur *(dlcb1)* : composé de trois faisceaux médians et de deux faisceaux latéraux, leurs origines clypéo-labrales sont latérales au *cplr*. Ils déterminent le bord antérieur du sillon proximal épipharyngien ;

— Groupe moyen *(dlcb2)* : trois faisceaux insérés en arrière des précédents ;

— Groupe postérieur *(dlcb3)* : deux faisceaux d'origines et insertions postérieures à celles des *dlcb2*.

Contrairement au cas présenté par les Conioptérygidés, les insertions des plus postérieurs des dilatateurs cibariaux ne se placent pas entre les bras oraux ; il n'y a pas, chez *Chrysopa*, de muscle homologue au *dlbc* de Snodgrass ; nous avons, à propos de *Coniopteryx*, donné notre opinion sur ce muscle.

Source : MNHN, Paris

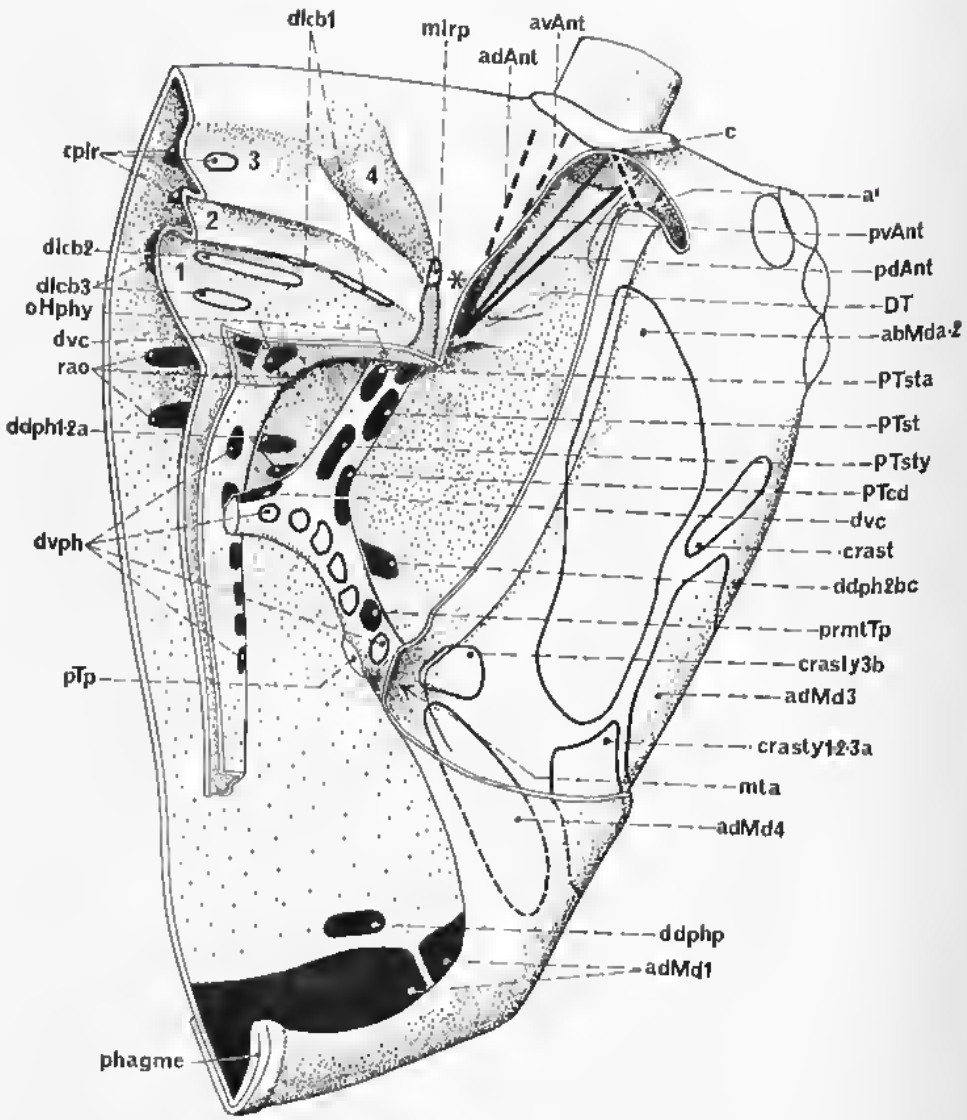


FIG. 70. — *Chrysopa*. Vue ventrale du côté gauche de la capsule céphalique. La section sagittale est en vue perspective. Les plis épipharyngiens sont notés de 1 à 4. Les attaches musculaires visibles sont en noir ; celles situées sous le tégument ventral sont représentées par un trait continu.

Muscle labral postérieur *(mlrp)*. Son insertion se trouve sur le pli latéral épipharyngien (4) à l'extrémité du sclérite épipharyngien *(sclEphy)* ; il est originaire de la paroi céphalique située en arrière de la soie *S12* (fig. 63) ; son trajet est particulier : il est perpendiculaire et dorsal aux faisceaux cibariaux.

Source : MNHN, Paris

b) Musculature dorsale rétroganglionnaire

De l'extrémité du bras oral partent quatre faisceaux ; le premier est grêle ; il va sur le front médialement au *mlrp* ; le second, plus fort, a une origine latérale ; le troisième est sensiblement dorso-ventral ; quant au quatrième, il se dirige latéralement et vers l'avant ; il s'attache à la base du tentorium antérieur, près des prétentorinas : on peut supposer que son attache, primitivement crânienne, s'est déplacée sur la base du prétentorium. Alors que chez les Conioptérygidés nous n'avons observé qu'un muscle rétracteur de l'angle oral ; chez *Chrysopa*, ce sclérite est maintenu par quatre faisceaux dont les trois premiers peuvent sans difficulté être assimilés au muscle *rao* typique, le quatrième étant comparable à un suspenseur latéral de la bouche *(slb)*.

Muscle dilatateur dorsal pharyngien antérieur *(ddph1-2)*. Il comprend plusieurs faisceaux dont les deux premiers ont une attache pharyngienne médiane, celle des derniers étant plus latérale. Tous sont originaires d'une région frontale située en avant de la soie *S1*.

Muscle dilatateur dorsal pharyngien postérieur *(ddphp)*. Trois faisceaux assez petits sont insérés latéralement sur le pharynx ; ils longent ventralement la masse cérébrale puis s'en écartent à l'arrière et rejoignent la capsule céphalique non loin des soies du vertex (fig. 63). Absents chez les Conioptérygidés (où le cerveau est en grande partie logé dans le prothorax), ils correspondent aux dilatateurs postpharyngiens de Snodgrass *(dlpphg)*.

c) Musculature ventrale (fig. 66, 69, 70 et 73)

Passant en avant de la commissure *3K*, deux paires de faisceaux musculaires *(dvc)* s'attachent sur le sclérite hypopharyngien ; l'insertion du plus médian déborde à l'avant sur la paroi épaissie ; celle de l'autre, latérale, est entièrement située sur le sclérite pigmenté. Ces deux faisceaux viennent du corps tentorial. Ils sont desservis par un nerf qui, partant de la face antérieure des cruras au niveau de la commissure *3K*, suit ces derniers en direction ventrale (fig. 75).

Sept faisceaux *(dvph)* relient le pharynx à la face dorsale du tentorium, successivement sur le corps tentorial et sur le tentorium postérieur, le dernier se situant presque au niveau des métatentorinas. Ils sont tous postcommissuraux.

d) Musculature annulaire, semi-annulaire et longitudinale (non figurée)

Les seules fibres semi-annulaires existantes sont tendues dorsalement entre les bras oraux ; elles se transforment en fibres annulaires vers

Source : MNHN, Paris

l'arrière. Signalons un faisceau longitudinal logé dans la dépression médiane dorsale du pharynx et commençant en arrière de l'insertion des faisceaux *dlcb3* ; il se fusionne progressivement à la musculature annulaire au niveau des faisceaux *ddph2*.

D. — LES STYLETS

Mis à part leur aspect falciforme, les stylets de la larve de *Chrysopa* ne présentent que peu de différences par rapport à ceux des larves de Conioptérygidés : on retrouve le dispositif de coaptation et les gouttières, mandibulaire et maxillaire, formant le canal alimentaire ; mais, tandis que chez les genres précédents, la coaptation s'estompe proximalement (les stylets sont relativement faciles à séparer avec une aiguille), chez *Chrysopa*, elle se poursuit jusqu'à l'articulation postérieure de la mandibule *(a')* (fig. 71) ; elle atteint, à la maxille, l'articulation du stylet (fig. 72) ; la solidarité des stylets est ainsi accrue.

1) LA MANDIBULE

a) Éléments squelettiques

La longueur du stylet mandibulaire atteint 0,80 mm. Son apex, acéré et biseauté, possède une fine denticulation sur son bord interne. Deux soies latérales et six organes placoïdes (quatre d'entre eux sont alignés dorsalement : fig. 63) sont groupés à la base du stylet. Cette base, moins large proportionnellement que chez les Conioptérygidés, s'appuie par sa marge ventrale sur l'extrémité distale du cadre oral : c'est l'articulation primaire ou postérieure de la mandibule *(a')* (fig. 64, 71). Latéralement à cette articulation, la base du stylet se prolonge vers l'arrière par un tendon donnant attache aux faisceaux abducteurs ; le fort tendon adducteur prend naissance médialement et à une plus grande distance de l'articulation *a'* ; les forces d'adduction seront donc plus grandes que celles d'abduction. La marge dorsale du stylet vient en contact avec le bourrelet circum-antennaire ; ce point peut être considéré comme l'articulation secondaire ou antérieure de la mandibule (fig. 70 : *c*).

b) **Musculature** (fig. 63, 70 et 71)

Muscles abducteurs *(abMd)*.

Ils sont insérés sur le fort tendon latéral de la mandibule. Le nombre des faisceaux est élevé (environ 30). Ces derniers peuvent se répartir

Source : MNHN, Paris

en deux groupes principaux. L'un *(abMda, abMd2)* présente des fibres musculaires d'origine ventrale, sur la partie antérieure du cadre oral et sur la paroi génale adjacente ; l'autre *(abMd1)* possède des attaches très étendues sur la géna depuis les ommatidies jusqu'aux sclérites notés *scloc*. Le muscle abducteur antérieur *(abMda)* que nous avons distingué chez les Conioptérygidés est, chez *Chrysopa*, confondu au niveau de son insertion avec les autres faisceaux abducteurs.

Muscles adducteurs *(adMd)*.

D'un tendon très puissant en forme de lame incurvée et partant médialement du stylet, prennent successivement naissance de nombreux faisceaux musculaires ; les plus importants *(adMd1)* se dirigent vers l'arrière de la tête, se croisent partiellement avec leurs symétriques et s'attachent sur le phragme. Les autres faisceaux *(adMd4)* vont sur une portion plus ventrale du phragme et latéralement sur la géna ; d'autres enfin *(adMd2-3)* sont plus dorsaux et leurs origines se situent près des bandelettes sclérifiées *(scloc)*.

Un muscle *(DTMd)* formé de deux faisceaux très fins vient du bras dorsal du tentorium *(DT)* non loin de sa jonction avec le prétentorium ; il traverse le renflement du nerf mandibulaire *(ggMd)* et son insertion, fort difficile à voir car ce renflement est accolé au tégument, se fait à la marge dorsale du stylet, près du tendon des faisceaux adducteurs. De tels muscles ont été signalés chez *Osmylus* par Wundt (1961) : *M3a,b,c* ; il s'agit ici de l'équivalent du *M3ab* en raison de sa position dorsale. C'est le *KL* de Snodgrass. Bien que non décrit par Korn (1943) chez *Myrmeleon*, nous avons observé chez ce Planipenne un tel muscle, originaire d'une expansion latérale du prétentorium (il n'y a pas de supratentorium chez *Myrmeleon*).

c) **Innervation** (fig. 71, 75)

Dès sa sortie de la masse sous-œsophagienne, le nerf mandibulaire *(nMd)* se dirige latéralement et présente un renflement *(ggMd)* (à la différence des Conioptérygidés, il n'est pas situé sur la branche du stylet mais sur le nerf principal). Ce renflement, traversé comme nous l'avons vu par les petits faisceaux de l'adducteur tentorial *(DTMd)*, émet successivement :

— Un rameau *(nMdleg)* qui suit la face dorsale du velum et se perd à l'avant ;

— Un rameau assez fort qui pénètre dans le stylet, s'y ramifie et dessert d'une part les organes sensoriels de la face dorsale et, d'autre part, les régions moyennes et apicales du stylet ;

— Un nerf longeant le tendon des faisceaux adducteurs mandibulaires qu'il dessert après s'être ramifié ;

Source : MNHN, Paris

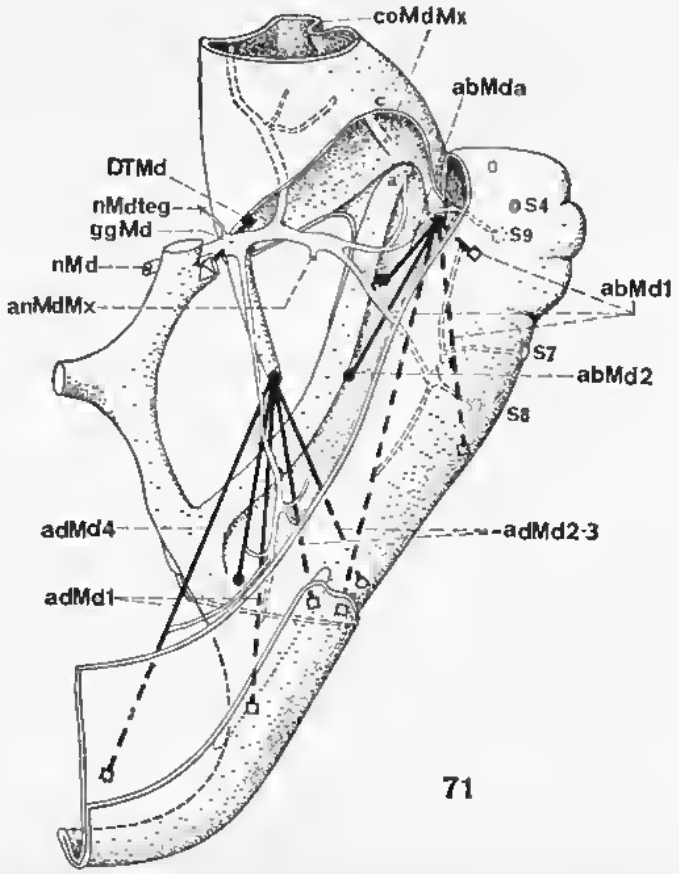


FIG. 71. — *Chrysopa*. Vue dorsale de la musculature et de l'innervation de la mandibule.

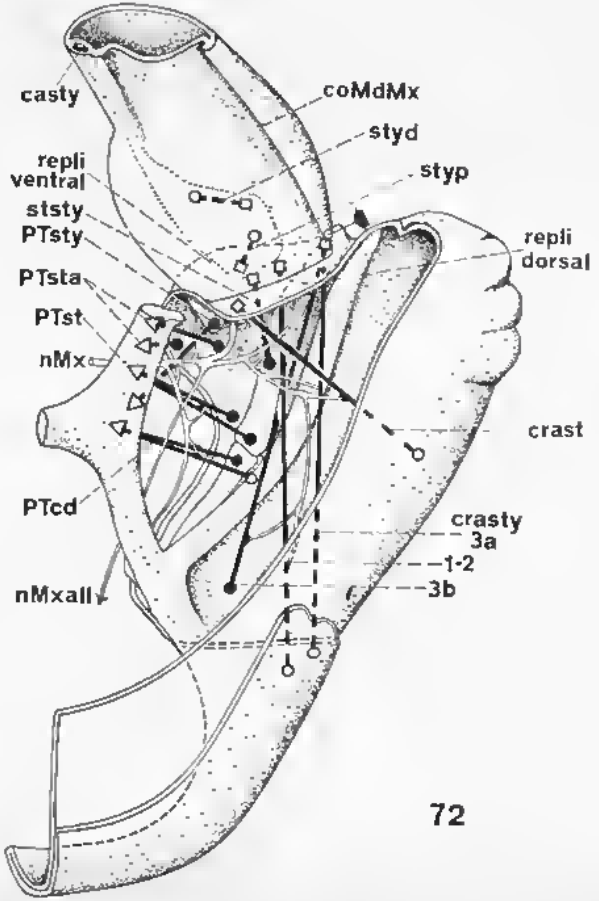


FIG. 72. — *Chrysopa*. Vue dorsale de la musculature et de l'innervation de la maxille (la flèche indique la position de l'orifice de la glande « céphalique »).

Source : MNHN, Paris

— Enfin une branche importante qui se dirige latéralement, se renfle en s'accolant au nerf maxillaire (les échanges de fibres nerveuses sont très nets). Le nerf mandibulaire dessert ensuite les soies *S7*, *S8*, *S9* et les faisceaux abducteurs ; un rameau se termine à l'extrémité du cadre oral, près de l'articulation *a'*.

2) LA MAXILLE

a) **Éléments squelettiques** (fig. 63, 64 et 72)

Un stylet *(styMx)* et une pièce stipito-cardinale composent la maxille. Contrairement au stylet mandibulaire, le stylet maxillaire est émoussé à son apex et toute sa face ventrale est garnie de sensilles. La base du stylet, renflée et souple ventralement (sur le vivant, elle est animée de pulsations rythmiques), porte une soie latéro-ventrale et huit à dix spinules sur son bord interne. La face dorsale présente, comme chez les Conioptérygidés, une gouttière et un système de coaptation mandibulo-maxillaire.

La base du stylet est engainée par un repli ventral de la membrane stipitale (fig. 72) qui se prolonge dorsalement par une zone membraneuse (fig. 72 : *repli dorsal*) unissant la maxille à la mandibule. C'est sur ce repli que s'insère le muscle cranio-stipital *(crast)*. La région articulaire, stylet-sclérite stipital, est fort complexe ; en effet, dans cette région où se termine la coaptation mandibulo-maxillaire, débouche la glande « céphalique » (rôle de « lubrifiant » de la sécrétion ?) ; en plus, le fort tendon des faisceaux *crasty3a-b* longe la membrane du repli dorsal précité, s'y accole même au point que l'on pourrait croire à une insertion sur cette membrane ; en réalité, le tendon se prolonge jusqu'à la base du stylet.

Le canal interne du stylet (fig. 72 : *casty*) débouche proximalement dans la lame dorsale du stylet *(lamsty)* qui, contrairement au cas présenté par les Conioptérygidés, ne fait pas saillie hors de la cavité maxillaire, ses parois se rejoignant en avant du bord postérieur du stylet.

La pièce stipito-cardinale est reliée au cadre oral et, ventralement, au labium. La sclérification cardinale *(sclcd)* s'articule au cadre oral près des métatentorinas et se prolonge par le sclérite stipital *(sclst)* qui supporte le stylet. Une soie (fig. 64) est insérée sur ce sclérite.

b) **Musculature** (fig. 70, 72)

Muscles intrinsèques du stylet.

Deux muscles sont logés dans la base renflée du stylet :

— Muscle distal du stylet *(styd)* : c'est un fort muscle dorso-ventral allant de la paroi ventrale au début de la lame dorsale.

Source : MNHN, Paris

— Muscle proximal du stylet *(styp)* : trois faisceaux s'attachent latéro-postérieurement au précédent ; ils vont de la paroi ventrale à la lame dorsale.

Muscle intrinsèque de la maxille.

Ce muscle n'existe pas chez les Conioptérygidés ; il est formé de deux faisceaux allant de la marge dorsale du stylet (en arrière de la lame dorsale) à la sclérification stipitale. Nous l'avons nommé muscle stipital du stylet *(stsly)*.

Muscles extrinsèques de la maxille.

Leurs origines sont soit tentoriales soit crâniennes :

— Muscle prétentorial du stylet *(PTsly)* : deux faisceaux partent de la base médiane du stylet et s'attachent sur le prétentorium, non loin de la jonction de ce dernier et du corps tentorial. Ils correspondent à l'ensemble des faisceaux pré- et métatentoriaux du stylet des Conioptérygidés.

— Muscle prétentorio-stipital antérieur *(PTsta)* : deux faisceaux originaires de la région antérieure du prétentorium, passent immédiatement en arrière des sclérites hypopharyngiens ; ils s'insèrent sur la membrane ventrale de la maxille, latéralement au pli maxillo-labial.

— Muscles prétentorio-stipital et prétentorio-cardinal *(PTst* et *PTcd)* : ils sont typiques et faits de puissants faisceaux s'insérant sur les sclérites stipitaux et cardinaux ainsi que sur le tégument voisin.

— Muscle crânien dorsal du stylet *(crasty1-2)* : trois faisceaux originaires de la gena *(s.l.)*, ventralement et latéralement, s'insèrent sur la marge dorsale du stylet à côté du muscle *stsly*.

— Muscle crânien latéral du stylet *(crasty3)* : il est composé de quatre faisceaux *(3a)* d'origine génale *(s.l.)*, voisine de celle des précédents et de deux faisceaux médians *(3b)* venant d'une région proche des métatentorinas ; tous ces faisceaux se réunissent sur un fort tendon qui, en suivant la membrane stipitale latéro-dorsale, s'insèrent à la base du stylet.

— Muscle cranio-stipital *(crast)* : relativement puissant, ce muscle est originaire de la gena *(s.l.)*, latéralement, entre les faisceaux ventraux et dorsaux de l'adducteur mandibulaire ; il s'insère sur le repli dorsal (fig. 72), non loin du tendon adducteur mandibulaire. Son innervation par le système maxillaire ne laisse aucun doute quant à son appartenance métamérique ; nous pouvons le rapprocher du muscle *crast* d'*Aleuropteryx*.

c) **Innervation** (fig. 72, 75)

Le nerf maxillaire *(nMx)* sort de la masse sous-œsophagienne en dessous du nerf mandibulaire et, comme ce dernier, se dirige latéralement ; il passe en avant de la musculature tentoriale ; il émet une branche pour cette musculature *(PTcd, PTst, PTsta* et *PTsty)* (un rameau se

Source : MNHN, Paris

termine contre le métatentorium). Le nerf maxillaire envoie successivement :

— Un filet nerveux à la base du stylet ;
— Le nerf sensoriel du stylet ;
— Un nerf suivant le tronc trachéen et aboutissant au complexe hypocérébral *(nMxall)*.

Le nerf principal, aprés anastomose *(anMdMx)* avec le nerf mandibulaire dessert, d'une part, la musculature crânienne *(crasty1-2-3, crast)*, d'autre part, le muscle stipital du stylet *(ststy)* et la membrane stipitale dorsale.

d) **Système glandulaire**

GLANDES INTERNES DU STYLET.

La glande médiane est accolée au canal interne du stylet *(casty)* ; les cellules sont hautes et granuleuses ; nous n'avons pas observé de canalicules intra-cellulaires. La glande latérale possède une vaste cavité tapissée d'une intima à laquelle de nombreuses gouttelettes de sécrétion éosinophile adhèrent. Cette glande latérale vient au contact de la paroi ventrale de la lame dorsale du stylet *(lamsty)* ; nous n'avons pas observé de communication directe entre les deux cavités mais seulement une zone amincie désclérifiée et colorée en vert (le reste de la lame dorsale est coloré en jaune foncé).

GLANDE « CÉPHALIQUE ».

Comme son nom l'indique, la glande « céphalique » est logée dans la tête (elle pénètre également dans le prothorax) ; elle est contournée et multifide. Nous pourrions la comparer à la « *Md mx dr* » d'*Osmylus* si son débouché n'était différent : le canal de la glande pénètre dans la cavité de la maxille et s'ouvre à l'extrémité du sclérite stipital (articulation du stylet) au sommet de la crête maxillaire de la coaptation mandibulo-maxillaire.

E. — **LE LABIUM**

1) ÉLÉMENTS SQUELETTIQUES (fig. 64, 73)

Le labium de la larve de *Chrysopa*, de forme quadrangulaire, porte à ses angles antérieurs les palpes par l'intermédiaire de palpigers *(Plg)* bien individualisés et en partie sclérifiés ; la région indurée correspond

Source : MNHN, Paris

aux attaches de la quasi totalité des muscles labiaux. Une ligne transversale, à laquelle correspond une crête interne, sépare une région antérieure d'une aire postérieure que nous pouvons nommer respectivement pré- et postlabium *(PrLb* et *PLb)* mais sans certitude en raison de l'absence de critères musculaires. Le postlabium est réuni au thorax par une région membraneuse ; les régions latérales labiales sont séparées de la maxille par une aire membraneuse. La région antérieure du prélabium est libre jusqu'à la base médiane des stylets maxillaires ; sa face dorsale se continue par l'hypopharynx et se coapte, comme il a été décrit précédemment, avec l'épipharynx pour réaliser l'occlusion antérieure de la cavité cibariale ; nous pouvons donc la comparer, du point de vue fonctionnel, à la languette des Conioptérygidés. Le muscle dorso-ventral *(b2)* s'insère latéralement aux faisceaux *dvc*, immédiatement en avant du sclérite hypopharyngien.

Les palpes *(PlpLb)* se composent de trois articles ; l'article basal est court, globuleux ; le second est subsegmenté : il comprend une partie allongée portant des soies puis trois petits subsegments et enfin une pièce subapicale ; le dernier article du palpe présente, sur sa face externe, une demi-rangée de soies foliacées.

2) MUSCULATURE (fig. 69, 73)

Musculature du palpe : les deux muscles habituels existent, le muscle *dplp*, allant du sclérite ventro-latéral du palpiger à la marge interne du palpe et le muscle *lplp* dont les deux faisceaux, venant latéralement du palpiger, s'insèrent sur le bord ventral du palpe.

Musculature tentoriale : deux faisceaux *(prmtTp)* originaires de la face ventrale du métatentorium s'insèrent latéralement sur le renforcement sclérifié du palpiger, à côté du muscle *lplp*. De l'extrême base du palpiger, un fort muscle *(b2)* se dirige dorsalement vers le plancher de la cavité cibariale, latéralement aux faisceaux *dvc* ;

De chaque côté de la jonction des canaux des glandes labiales *(vgl)* s'attache un muscle dont l'insertion est voisine de celle du muscle *prmtTp* ; il peut être considéré comme un muscle ventral du salivarium *(2s)*.

Un cordon cellulaire transverse *(lgm)* passe en dessous des faisceaux *dvc* et en arrière des muscles dorso-ventraux *b2* (fig. 69) ; il s'attache, latéralement au processus hypopharyngien *(palHphy)*, non loin de la base des stylets. Le cône d'insertion présente des éléments (cuticulaires ?) colorables en vert (ils sont absents dans la région moyenne du ligament). Il est difficile d'attribuer cette formation à un segment déterminé. Ce ligament existe chez les Conioptérygidés, les Myrméléonidés (il n'a pas été décrit par Korn, 1943) et les Osmylidés (Wundt, 1961 : ligament *17b*) chez lesquels Wundt hésite entre des appartenances labiales et mandibulaires ; nous ne voyons pas la raison de l'exclusion d'une origine maxillaire.

Source : MNHN, Paris

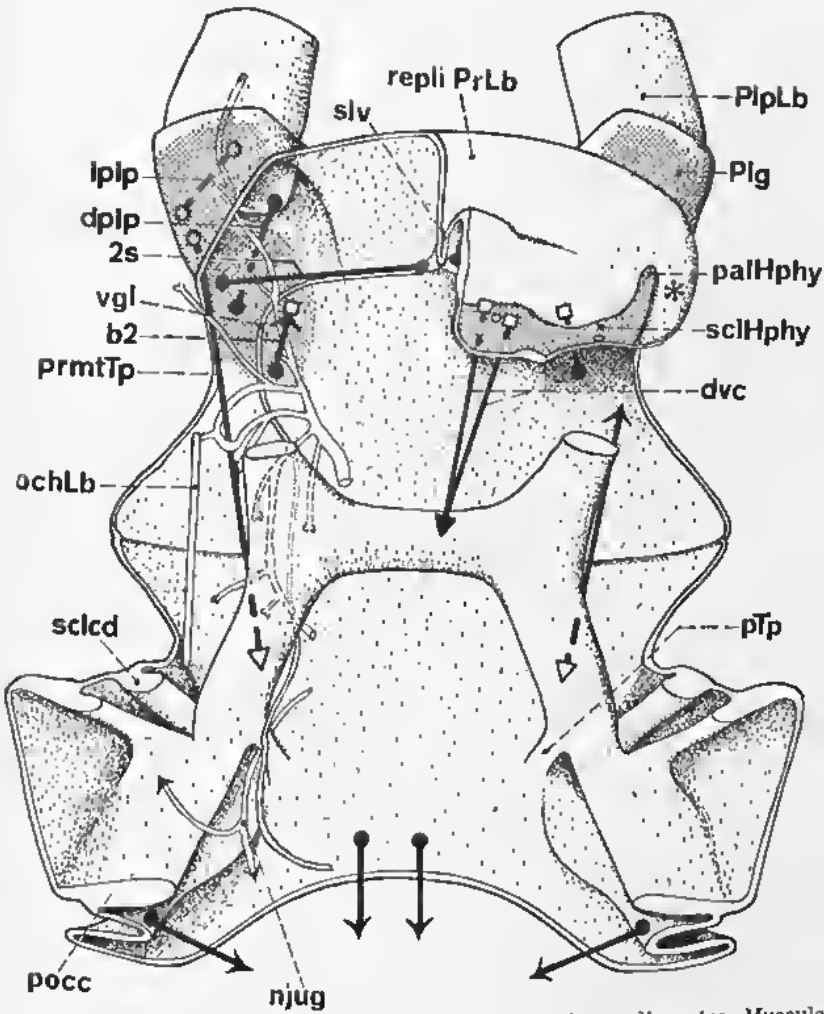


Fig. 73. — *Chrysopa*. Vue dorsale du labium et des régions adjacentes. Musculature et innervation. Le côté gauche du repli dorsal prélabial est sectionné.

3) INNERVATION (fig. 73 et 75)

Le nerf labial *(nLb)* sort ventralement du neuropile de la masse sous-œsophagienne ; il innerve en premier lieu les soies ventrales prélabiales *(SPrLb)* et émet une forte branche qui se divise : un rameau innerve le muscle *prmtTp*, l'autre, contournant ce muscle, dessert l'organe chordotonal labial *(ochLb)* et le tégument de l'angle dorsal prélabial (astérisque de la figure 73). Le détail de ces trajets nerveux est d'ailleurs assez variable. Le nerf labial dessert successivement le muscle dorso-ventral *b2*, le muscle *2s* et la musculature du palpe avant de pénétrer dans ce dernier. Les soies postlabiales *(SPLb)* sont innervées par un rameau qui, issu du nerf labial, pénètre latéro-ventralement dans la masse sous-œsophagienne, en avant du départ du nerf jugulaire (fig. 73 et 75).

Source : MNHN, Paris

F. — LE SYSTÈME NERVEUX

Contrairement au cas présenté par les Conioptérygidés, le cerveau et la masse sous-œsophagienne de *Chrysopa* sont entièrement logés dans la tête.

1) CERVEAU *(cerv)* (fig. 74, 75)

De chaque côté du cerveau partent deux expansions : l'une, antéro-latérale, correspond aux centres optiques et se continue par le nerf optique *(nopt)* aboutissant aux six ommatidies ; de l'autre, plus antérieure, part le tronc fronto-labral *(TFLm)* et, latéralement, le nerf antennaire *(nAnt)* ; ce dernier après avoir desservi les deux sensilles, la soie *SII* et la musculature antennaire, pénètre dans l'antenne. Le connectif péri-œsophagien ou crura *(cr)* est issu de la face médio-ventrale de cette expansion ; il est réuni à son symétrique par la commissure sous-œsophagienne *(3K)*.

La région ventrale du cerveau présente une crête longitudinale où s'accole la paroi aortique. Au niveau de l'extrémité antérieure de l'aorte et légèrement sur le côté, un nerf *(nteg)* émerge du cerveau, le suit obliquement et se dirige ensuite vers le tégument dorsal céphalique où il innerve les soies *S1*, *S2*, *S3* et *S4*. Les nerfs paracardiaques partent d'une région postéricure du cerveau. Il existe un *nervus connectivus (nc)* reliant le ganglion frontal à la face antérieure du cerveau. Ce nerf, absent chez les Conioptérygidés, existe chez *Osmylus*. Le Faucheux (1959) ne le mentionne pas chez *Euroleon* mais nous l'avons repéré sur coupes.

2) MASSE SOUS-ŒSOPHAGIENNE *(msoe)* (fig. 74, 75)

La masse sous-œsophagienne est condensée, les neuromères constitutifs et les commissures sont indistincts. Le nerf mandibulaire et le nerf maxillaire sortent latéralement de la face antérieure, sous les crura ; le nerf labial est plus ventral. Nous avons indiqué la présence d'un nerf reliant le nerf labial à la masse sous-œsophagienne (il peut être comparé au nerf jugulaire antérieur des Conioptérygidés). Légèrement en arrière et latéralement (fig. 75), le nerf jugulaire *(njug)*, de calibre relativement fort, se dirige vers l'arrière ; il passe sous l'arc formé par le processus tentorial postéricur *(pTp)*, gagne l'arrière de la tête où il se divise : une branche remonte dorsalement et, traversant la masse musculaire des adducteurs mandibulaires, innerve les soies du vertex *(SVx)* ; l'autre branche pénètre dans le prothorax par le foramen occipital et dessert la musculature collaire dorsale.

A l'extrémité caudale de la masse sous-œsophagienne, immédiatement au-dessus des connectifs labio-prothoraciques, naît une paire de

Source : MNHN, Paris

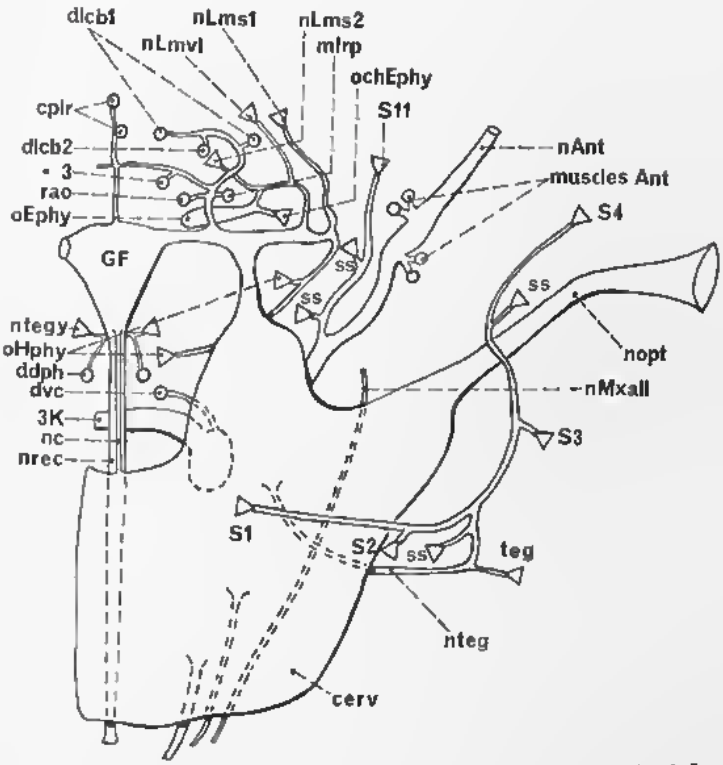


FIG. 74. — *Chrysopa*. Vue dorsale du cerveau et du système fronto-labral. La commissure 3K est indiquée (côté droit, coupe parasagittale).

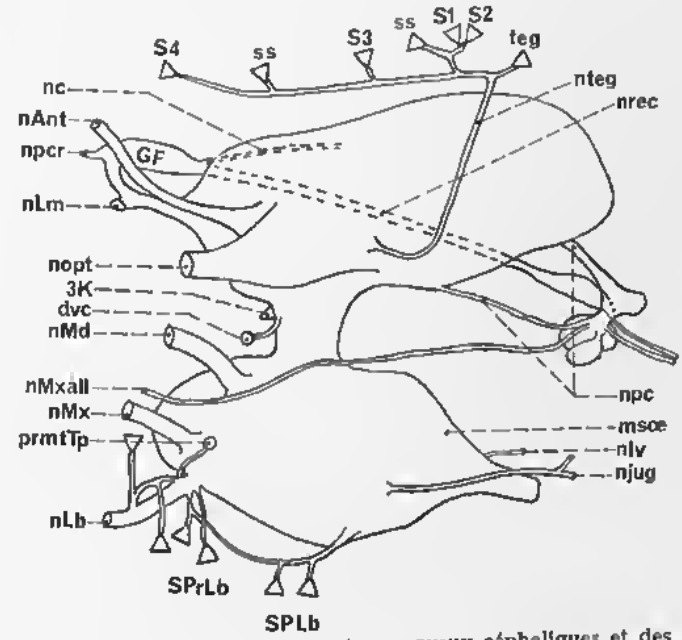


FIG. 75. — *Chrysopa*. Vue latérale des centres nerveux céphaliques et des nerfs qui en sont issus.

Source : MNHN, Paris

nerfs *(nlv)* desservant la musculature longitudinale ventrale (en partie tout au moins) ; ces nerfs seraient à rapprocher du nerf noté « *N up* » par WUNDT (1961) chez *Osmylus* mais, chez *Chrysopa*, il n'y a pas de portion impaire (est-elle primitive ou secondaire ?).

3) GANGLION FRONTAL ET SYSTÈME CLYPÉO-LABRAL

Le ganglion frontal *(GF)*, piriforme, est situé au-dessus du cibarium ; ses racines passent en avant des faisceaux rétracteurs de l'angle oral, suivent de chaque côté la face dorsale du velum et se coudent à angle droit pour rejoindre le cerveau. Avant cette inflexion, un nerf se détache de la racine et innerve les faisceaux médians du muscle *rao*, le muscle *mlrp* et la musculature clypéo-labrale (nous n'entrerons pas dans le détail de ces innervations, indiquées sur la figure 74). Signalons cependant une liaison entre ce système et celui du nerf procurrent ; ce dernier, issu du ganglion frontal, innerve les deux faisceaux du muscle *cplr*. L'innervation du muscle *slb* n'a pas été vue.

Dans le prolongement de la racine du ganglion frontal, un nerf suit le velum en direction latérale ; il envoie d'abord une branche qui, traversant le velum, se ramifie : un filet nerveux *(nLmvl)* se perd contre le velum (nous ne savons pas s'il rejoint l'épiderme clypéo-labral) ; un nerf dessert d'une part le tégument épipharyngien *(nLms2)* et, d'autre part, l'organe épipharyngien *(oEphy)* ; enfin quelques fibres nerveuses vont au tégument situé près du sclérite épipharyngien et de l'organe chordotonal épipharyngien (ces innervations ont été groupées sur la figure 74 sous le sigle *ochEphy*. De l'extrémité du nerf longeant le velum partent deux rameaux en directions opposées ; l'un se dirige vers l'avant et se perd non loin du nerf mandibulaire *nMdleg* ; par analogie avec le dispositif rencontré chez les Conioptérygidés, nous l'avons noté *nLms1* ; l'autre prend une direction postérieure puis médiale et dessert les organes hypopharyngiens *(oHphy)*.

De l'extrémité postérieure du ganglion frontal part un nerf destiné aux faisceaux dilatateurs dorsaux du pharynx ; un petit rameau *(nlegg)* se rend à l'extrémité du bras oral. Le ganglion frontal se continue vers l'arrière par le nerf récurrent *(nrec)* et dorsalement naît le *nervus connectivus (nc)*.

4) LE COMPLEXE HYPOCÉRÉBRAL (fig. 75 et 76)

Le nerf récurrent, de calibre assez fort, longe la paroi dorsale du tube digestif et, sensiblement au niveau des insertions des faisceaux *ddphp*, se termine dans le ganglion hypocérébral *(ghyp)* d'où partent, vers l'avant, un nerf desservant les muscles *ddphp*, *dvph3* et la musculature annulaire et, vers l'arrière, le nerf œsophagien *(noe)* (ces nerfs sont pairs).

Source : MNHN, Paris

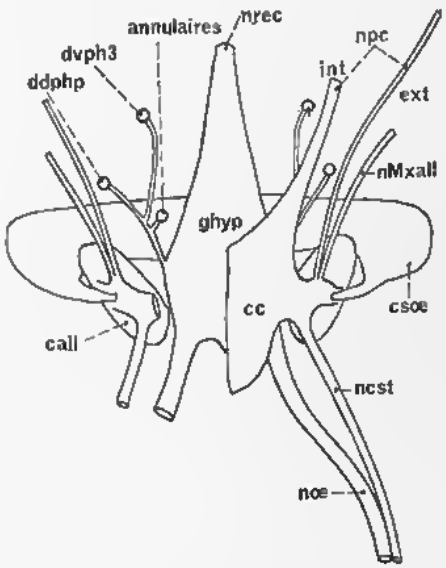


FIG. 76. — *Chrysopa*. Complexe hypocérébral en vue dorsale (les corps cardiaques sont sectionnés à droite).

CORPS CARDIAQUES *(cc)*.

Ils forment une masse unique située au-dessus du ganglion hypocérébral et appliquée contre ce dernier ; ils sont reliés, d'une part, au cerveau par un nerf assez fort *(npcint)* correspondant au nerf paracardiaque interne de CAZAL (1948) et, d'autre part, aux corps allates par une large lame d'où sont issus les nerfs suivants :

— Vers l'arrière, un nerf, le nerf cardiostomatogastrique *(ncst)* (nous avons pris la notation de WUNDT relative à *Osmylus*), qui longe le nerf œsophagien en s'y confondant distalement ;

— Vers l'avant, d'une part un nerf, le nerf paracardiaque externe *(npcext)*, très fin, qui suit extérieurement la paroi aortique et pénètre dans la crête ventrale du cerveau, en arrière du nerf *nleg* ; d'autre part, la lame reçoit un nerf *(nMxall)* venant du système maxillaire en longeant la trachée maxillaire.

CORPS ALLATES *(call)*.

Les corps allates sont distincts et situés ventralement de chaque côté du tube digestif ; ils sont reliés aux corps cardiaques comme il a été indiqué antérieurement.

Nous avons retrouvé chez *Chrysopa* une formation signalée par WUNDT (1961) chez *Osmylus* : le corps sous-œsophagien *(csoe)*. Il s'agit d'un cordon de grosses cellules à cytoplasme transparent formant un demi-anneau ventral au tube digestif et aux corps allates ; ce demi-anneau est relié, de chaque côté, à la lame d'union des corps allates et

Source : MNHN, Paris

cardiaques par des prolongements cellulaires. Selon M. le Professeur GABE, que nous remercions vivement d'avoir bien voulu examiner nos préparations, il s'agit de cellules péricardiales.

En marge de cette description du système nerveux il nous faut mentionner la présence de chaque côté dans la région postérieure de la tête, au niveau de l'extrémité caudale de la masse sous-œsophagienne, d'un amas cellulaire presque uniquement constitué de noyaux ; d'abord accolé au tronc trachéen principal céphalique, il s'en détache et suit en direction latéro-postérieure le canal (ou vestiges ?) des glandes labiales ; il longe ensuite les faisceaux ventraux de l'adducteur mandibulaire *(adMd1)* ; il s'en libére et rejoint le tronc trachéen ; on peut le suivre dans le prothorax. Nous n'avons pas vu d'innervation mais il faut signaler sa proximité du nerf jugulaire. Cette formation peut se comparer à la glande prothoracique décrite par WUNDT (1961) chez *Osmylus (Prthdr)*. (Nous ne l'avons pas retrouvée chez les adultes de *Chrysopa carnea* et *Chrysopa septempunctata*).

Source : MNHN, Paris

DEUXIÈME PARTIE

DISCUSSION ET INTERPRÉTATIONS

Source : MNHN, Paris

Les études morphologiques portant à la fois sur le squelette, la musculature et l'innervation sont peu nombreuses chez les Névroptères ; nous ne disposons que des travaux de WUNDT (1961) qui, ajoutés à la présente étude sur les larves des Conioptérygidés et sur celle de *Chrysopa*, nous permettront un essai d'interprétation des structures céphaliques des larves de Planipennes.

L'anatomie comparée des différentes aires de la capsule céphalique sera suivie de celle du système nerveux. Les appendices céphaliques seront ensuite examinés. L'antenne et la mandibule ne posent pas de problèmes particuliers aussi serons-nous assez bref ; mais le labium et surtout la maxille feront l'objet de plus amples discussions.

Les termes de comparaison seront d'abord puisés chez les larves de Planipennes (éventuellement chez les adultes) ; puis, selon les besoins, nous étendrons la comparaison aux groupes voisins (les autres Névroptéroïdes, les Mécoptères, les Diptères et les Lépidoptères). Enfin, nous serons parfois amené à faire appel à des groupes d'insectes plus éloignés (Aptérygotes par exemple).

CRITÈRES

Contrairement à ce que pensait FERRIS (1942, 1950), les auteurs actuels se montrent peu enclins à attribuer valeur de limite intersegmentaire aux « *sulci* » céphaliques. Pourtant certaines parties (tout au moins) des *sulci* peuvent représenter de telles limites et mériter le nom de suture selon la terminologie de SNODGRASS (1947). Mais, pour les descriptions, nous prendrons la liberté d'employer le mot suture, consacré par l'usage, nous réservant la possibilité d'interprétations ultérieures.

Les larves de Planipennes ne nous apportant aucun élément nouveau, nous ne pouvons que nous en tenir aux théories actuellement admises quant au nombre des métamères céphaliques. En dehors des faits embryologiques, le morphologiste dispose de trois ensembles liés anatomiquement et fonctionnellement (nous laisserons de côté le système glandulaire et la trachéation). Ce sont : le squelette (exo- et endosquelette), la musculature et l'innervation (sensorielle et motrice). Beaucoup de descriptions n'ont fait appel qu'au squelette (CRAMPTON par exemple) ; elles ne peuvent conduire qu'à des interprétations superficielles et souvent erronées. La musculature nous apporte des renseignements plus valables. Squelette et musculature sont sujets à variations en raison des formes diverses que peut revêtir la tête d'un insecte ; mais, seuls doivent compter les rapports des différents constituants de l'architecture céphalique. Il est admis que les muscles « peuvent » déplacer leurs attaches. Il semble d'ailleurs que l'insertion (distale) soit moins variable que l'origine (proximale). On peut alors se demander si la région où se fait la nouvelle

Source : MNHN, Paris

attache appartient encore au même segment que le muscle. Nous ne voyons pas quels moyens il conviendrait de mettre en œuvre pour prouver qu'il n'en est pas ainsi : aussi admettrons-nous qu'à priori le muscle et le tégument donnant attache à ce dernier appartiennent au même segment, malgré l'opinion de HAGET (1955) selon laquelle l'aire crânienne origine des muscles mandibulaires n'appartient pas, chez *Leptinotarsa*, au segment mandibulaire (nous renvoyons aux remarques de CHAUDONNERET, 1956). SNODGRASS (1935) refuse toute valeur à l'innervation tégumentaire et NÜESCH (1957) conteste celle de l'innervation motrice. Mais sans tomber dans l'excès inverse (FERRIS, 1942, 1950), une place doit cependant être réservée au système nerveux ; il est évident que l'utilisation d'un seul des constituants du métamère ne peut suffire (MANTON, 1949, p. 561 : « il est inconcevable qu'un segment puisse être défini par la seule forme du système nerveux adulte ») et nous suivrons WEBER (1952) en pensant que nous devons tenir compte des faits embryologiques, du squelette, de la musculature et du système nerveux dans tout essai d'interprétation.

Il est difficile d'établir une hiérarchie entre des systèmes si étroitement liés, même en utilisant les données de l'embryologie où il semblerait qu'une telle hiérarchie existe : selon MANTON (1949, p. 554) « il semble raisonnable de considérer la métamérisation comme primitivement associée au mésoderme ». Cette opinion, reprise par cet auteur en 1960, est en contradiction avec les conclusions de HAGET (1950), de WEBER (1954) et de GALLIEN (1958) selon lesquelles c'est l'ectoderme qui, au cours du développement post-embryonnaire des Insectes, induit la différenciation post-gastrulaire du mésoderme. Mais l'organogenèse étant terminée, cette prépondérance de l'ectoderme n'est plus apparente et il devient impossible de repérer les différents domaines métamériques sur le tégument céphalique sans faire intervenir les critères musculaires et nerveux.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE I

LA CAPSULE CÉPHALIQUE — LES AIRES ET LES SUTURES LE SQUELETTE INTERNE

Nous suivrons dans cette discussion un ordre descriptif, des aires antérieures aux aires postérieures de la capsule céphalique, sans tenir compte de l'ordre métamérique et sans établir de coupures strictes entre les domaines car la définition d'une région déterminée ne peut ignorer les aires adjacentes.

A. — LABRE — CLYPÉUS — FRONT

Nous avons vu chez les larves de Planipennes que, malgré l'absence ou la réduction des sutures typiques, le front et le clypéo-labre peuvent facilement se repérer sur la capsule céphalique en faisant appel aux critères musculaires et neuro-tégumentaires. Toutes les soies de ces régions sont desservies par le système nerveux labral. Chez *Osmylus*, la soie *F* et les sensilles *E* et *G* (fig. 28 de WUNDT), bien que médiales à la « Frontalnaht », ne peuvent appartenir au front en raison de leur innervation antennaire (d'ailleurs, l'auteur semble être de cet avis car il tient cette « *FrN* » pour « paarige Häutungsrissnaht »). Le fait le plus remarquable chez les larves de Conioptérygidés est la position très postérieure des prétentorinas sur la capsule céphalique (ou, si l'on préfère, l'incorporation du clypéus). Ce fait est relativement fréquent chez les insectes mais nous restreindrons notre comparaison au groupe des Névroptères-Mécoptères-Diptères.

L'incorporation du clypéus à la capsule céphalique est mise en évidence par la position des prétentorinas, celle des attaches dorsales des muscles cibariaux et la position de la suture épistomienne (quand elle existe).

Les prétentorinas se présentent typiquement comme une fente transverse qui se continue médialement par la suture épistomienne et latéralement par la suture subgénale. L'ensemble de ces sutures se traduit souvent, à l'intérieur, par une forte crête qui, reliée au tentorium et au phragme occipito-postoccipital, forme un renforcement du cadre oral. Ces « sutures » n'ont évidemment rien à voir avec des limites métamériques.

Source : MNHN, Paris

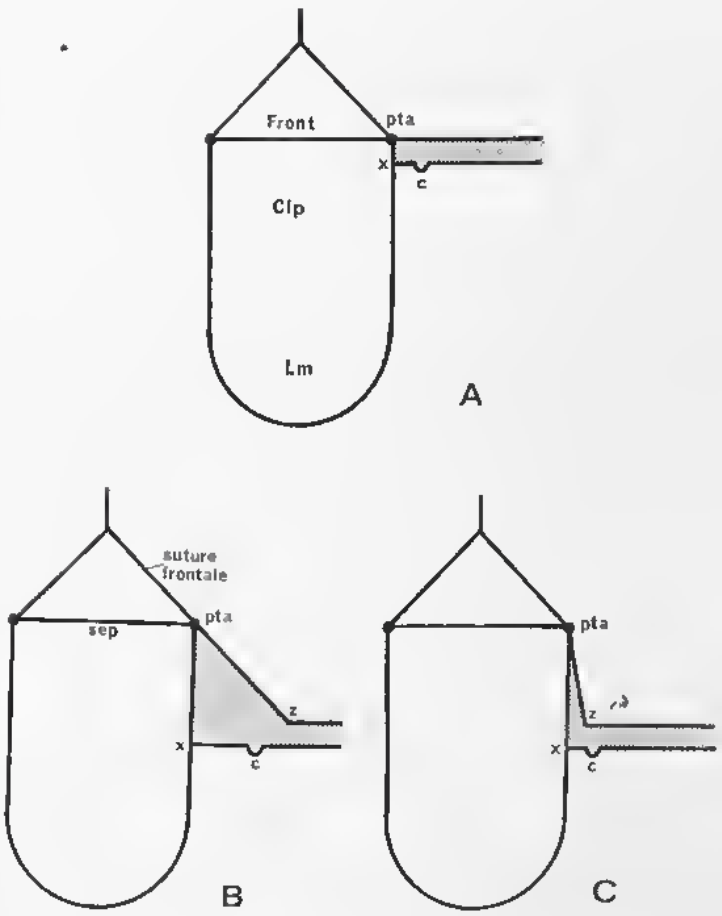


FIG. 77. — Schémas illustrant l'interprétation du paraclypéus. L'aire subgénale est figurée en grisé (explications dans le texte).

Dans un schéma typique (fig. 77 A) les sutures épistomienne et subgénale sont dans le prolongement l'une de l'autre ; l'articulation mandibulaire antérieure (ou secondaire) *(c)* est proche des prétentorinas *(pta)*. La remontée de ces derniers (c'est un mouvement relatif) peut se présenter sous deux aspects :

1) (Fig. 77 B) une aire triangulaire *(x-pta-z)* s'individualise ; elle a été appelée paraclypéus, région latéro-clypéale ou pièces antécoxales de la mandibule (COMSTOCH et KOCHI, 1902). Sa marge antérieure porte l'épicondyle *(c)*.

2) (Fig. 77 C) un raccourcissement de *(x-z)* transforme le triangle *(x-pta-z)* en une double ligne *(xz-pta)* (nous ne voulons pas dire par là que la condition C doive passer par le stade B). Le paraclypéus existe mais à l'état virtuel. A cette ligne correspond fréquemment une lame invaginée plus ou moins importante : le phragme paraclypéal ; ce phragme est bien développé chez les Diptères par exemple (COOK, 1944, 1949 ;

Source : MNHN, Paris

Tsacas, 1962) ; il porte l'articulation antérieure de la mandibule et entre en rapport avec l'hypopharynx, cela étant en liaison avec la formation d'un prépharynx par réunion de l'épipharynx et de l'hypopharynx (fermeture latérale de la cavité cibariale). De l'arrière du phragme part, de chaque côté, le prétentorium connu chez les Diptères sous le nom de « bâtonnet tentorial ». Bien que paraclypéus et prépharynx soient fréquemment associés, il semble cependant que cela ne soit pas obligatoire (le prépharynx n'est pas très développé chez les Conopterygidés, il est inexistant chez *Chrysopa*).

Comment interpréter le paraclypéus ?

Remarquons immédiatement qu'il ne faut pas confondre le paraclypéus et le sclérite basimandibulaire bien que Issiki (1933) émette l'idée d'une correspondance entre la « subgéna » et un basimandibulaire allongé. D'après Berlese (1909) ce sclérite appartient à l'appendice et non au crâne, contrairement à l'opinion de Venhoeff (1905), car il ne porte jamais l'épicondyle. Le basimandibulaire doit être considéré comme une sclérification secondaire de la membrane articulaire.

A quel domaine rattacher le paraclypéus ? (Nous écartons la possibilité d'une néoformation). Deux hypothèses peuvent être émises :

a) *Origine clypéo-frontale.* Il faudrait alors admettre que la suture paraclypéo-crânienne représente une partie distale de la suture frontale ; cela n'est guère possible puisqu'elle se termine très latéralement par rapport à l'articulation mandibulaire ;

b) *Origine subgénale.* Cette hypothèse rend mieux compte du trajet de la suture postérieure et de la présence de l'épicondyle à sa marge antérieure. La suture médiane résulte de l'accolement de la subgéna au clypéus ; on peut la nommer clypéo-subgénale ou clypéo-paraclypéale ; la suture postérieure n'est que la continuation de la suture subgénale mais, en raison de son trajet modifié, elle peut être désignée par le terme de suture paraclypéo-génale (1). Dans la condition C (fig. 77 C), la ligne apparente résulte de l'accolement des sutures clypéo-paraclypéale et paraclypéo-génale ou, en simplifiant, clypéo-génale qui est la dénomination employée dans les descriptions de cette étude.

Il est généralement admis que la subgéna, en sa partie antérieure, appartient au segment mandibulaire (pleurostome) ; nous ne discuterons pas ici du problème de l'incorporation de la base coxale de l'appendice, question liée à l'interprétation de la mandibule des insectes. Selon le schéma du type orthoptéroïde généralisé de Snodgrass, clypéus et subgéna ne présentent aucune solution de continuité et l'épicondyle est situé à la marge de la subgéna près du bord clypéal ; il semble que Snodgrass fasse dépendre ce condyle d'un domaine subgénal mandibulaire (pleurostome). Telle n'est pas l'opinion de Chaudonneret (1950) qui écrit (p. 218) : « l'articulation antérieure de la mandibule est une formation secondaire : la glène de la mandibule s'articule avec un condyle qui n'appartient pas au même métamère que l'appendice (il est superlingual, comme nous le verrons) ». Qu'un appendice s'articule avec un

(1) Snodgrass rattache cette dernière à la suture épistomienne ; cette dénomination est impropre car cette « suture épistomienne » ne sépare plus le clypéus du front mais le paraclypéus de la géna.

Source : MNHN, Paris

territoire appartenant à un autre segment est pour le moins surprenant (il ne faut cependant pas oublier le cas des cerques). Il est plus logique de penser qu'une petite aire subgénale (mandibulaire) s'est accolée latéralement au clypéus de telle sorte qu'on a l'impression de voir l'articulation mandibulaire dépendre de ce dernier. Ce cas se présente chez les Névroptéroïdes : Röber (1941),passant en revue les différents modes d'articulation mandibulaire dans ce groupe, cite des exemples où l'épicondyle est porté soit par le « clypéus » *(Corydalis, Raphidia)*, soit par le crâne *(Sialis, Myrmeleon, Osmylus)*. Nous considérerons l'épicondyle comme une dépendance mandibulaire, rejoignant ainsi l'idée de Comstock et Kochi (1902).

Le cas de paraclypéus paraissant à première vue le plus typique est fourni par le Mégaloptère *Corydalis* : il y a un postclypéus divisé en une partie médiane et deux régions latérales. Un examen plus attentif montre que cette division n'est pas le fait de véritables sutures : ces dernières sont des prolongements des bras antérieurs de la ligne d'exuviation (cependant, signalons que la partie postérieure de cette ligne d'exuviation se trouve sur le trajet de la suture frontale). Chaque plaque latérale porte l'épicondyle dont il faut remarquer la position à l'angle postérieur de cette plaque alors que, dans le cas d'un paraclypéus typique, l'articulation se fait avec la marge antérieure. D'autre part chez *Corydalis* la région latérale, antérieure à cette articulation, n'est pas incorporée au crâne bien que non mobile.

D'ailleurs Snodgrass (1947) fait de cette région une aire clypéale et Kelsey (1954), une aire postclypéale ; Kramen (1955) emploie les deux termes : paraclypéus et postclypéus. Pour nous, la ligne d'exuviation ne possède aucune valeur morphologique (Snodgrass, 1947) et ne peut définir une aire paraclypéale. Si un paraclypéus existe chez *Corydalis*, il doit être réduit à la région portant l'épicondyle ; il serait intéressant de connaître l'innervation de la soie qui se trouve sur cette aire (les figures données par Hammar (1908) sont trop imprécises et ne renseignent pas sur la destinée des nerfs).

Chez les autres Mégaloptères ayant fait l'objet d'études neuromusculaires (*Sialis* par Röber, 1941 et *Chauliodes* par Maki, 1936), il y a un large clypéus s'étendant entre les articulations antérieures de la mandibule ; les prétentorinas ont une position similaire à celle rencontrée chez *Corydalis* mais aucune suture ou ligne ne divise ce clypéus ; on ne peut donc parler de paraclypéus ; cependant l'innervation de *Chauliodes* (Maki, 1936) nous invite à plus de prudence : l'auteur signale une branche mandibulaire très grêle *(M4)* qui pénètre dans la région latérale de la paroi clypéale ; ainsi, malgré l'absence de suture, il existerait chez ce Mégaloptère une aire mandibulaire accolée latéralement au clypéus donc paraclypéale. Ce fait très important demanderait confirmation.

Selon Crampton (1921, fig. 41) la larve de *Raphidia* présente une aire paraclypéale. Nous avons examiné cette larve et il semble que la « suture » soit en réalité une ligne d'exuviation (une étude par coupes serait nécessaire) et l'épicondyle a la même position que chez *Corydalis*. Nos conclusions relatives aux Raphidioptères seront donc identiques à celles formulées à propos des Mégaloptères.

Source : MNHN, Paris

Nous ne nous attarderons pas sur les descriptions de CRAMPTON (1921) et de FERRIS (1940) si ce n'est pour rappeler que chez les Planipennes la suture épistomienne est effacée chez les Osmylides *(Osmylus, Porismus)*, Mantispides *(Plega)*, Sisyrides, Psychopsides, Nymphides, Chrysopides *(Nothochrysa, Apochrysa)*, Myrmeleonides (JURBERG, 1963 : *Myrmeleon januarius*) ou visible chez les Hémérobiides (KILLINGTON, 1937) (1) et Myodactylides ; chez divers autres genres, il y a une suture épistomienne peu marquée. Signalons le nombre élevé de sutures et leurs trajets particuliers chez *Polystochoetes* figuré par CRAMPTON (1921). La remontée des prétentorinas et l'incorporation plus ou moins importante du postclypéus semblent générales chez les imagos des Planipennes.

Nous possédons des renseignements plus complets sur les larves de *Myrmeleon, Osmylus, Chrysopa* et de Conioptérygidés. Selon SUNDERMEIER (1940), la tête de la larve de *Myrmeleon*, très indurée, ne présente que peu de sutures. La suture épistomienne est peu nette ; les prétentorinas, de position postérieure, se continuent latéralement par un fort bourrelet passant sous l'antenne ; il correspond à la suture clypéogénale où on peut supposer que le domaine paraclypéal a été laminé. La géna s'est trouvée serrée entre l'antenne et cette suture. Nous ne savons pas où se trouve l'articulation antérieure de la mandibule. PRINCIPI (1943) donne quelques précisions supplémentaires sur *Myrmeleon inconspicuus* et *Euroleon nostras* ; il y a une suture en Y incomplète en arrière, passant par les prétentorinas ; en avant de ces derniers, un apodème interne contourne l'antenne *(« apodemi antennali : Z »)*. Chez *Synclisis baetica* (PRINCIPI, 1947 *b*), la suture en Y est effacée sauf près des prétentorinas. La condition présentée par *Osmylus* (WUNDT, 1961) rappelle celle de *Myrmeleon* ; les prétentorinas, éloignés des articulations mandibulaires, se poursuivent latéralement par une ligne de renforcement que l'auteur nomme suture épistomienne, en suivant SNODGRASS mais à tort *(cf. supra)*. La remarque de DENIS (1963) semble plus probable : cette ligne peut être considérée comme un paraclypéus très étiré transversalement. La ligne partant de cette suture et passant en avant des soies labrales est fort énigmatique ; peut-être ne s'agit-il que d'une simple inflexion tégumentaire sans signification morphologique. Si l'on juge d'après les figures données par GURNEY (1947), TJEDER (1959) et TOSCHI (1964), les prétentorinas sont situés en arrière sur la tête des larves de Bérothidés mais ces figures sont trop peu précises pour nous être utiles.

La larve de *Chrysopa* présente une suture clypéo-génale comparable à celle d'*Osmylus* ; c'est un fort bourrelet qui, partant des prétentorinas, passe sous l'antenne ; il porte l'articulation antérieure de la mandibule (très peu marquée) et tourne ensuite vers l'arrière pour se terminer entre l'antenne et les ommatidies. Il a été figuré par PRINCIPI chez *C. septempunctata* (1940) ; *C. formosa* (1947 *a*), *C. viridana* (1954), *C. prasina* et *C. flavifrons* (1956). L'auteur figure chez la larve néonate de cette dernière espèce une ligne en V qui est peut-être une ligne ecdysiale.

(1) Selon KILLINGTON, l'épicondyle serait porté par la marge latérale du postclypéus et il existerait « de chaque côté du clypéus, en arrière de la base de chaque mandibule, un petit sclérite, le basimandibulaire *(bsm)* » ; cela serait à revoir.

Source : MNHN, Paris

Chez les Conioptérygidés, les prétentorinas présentent un recul très net ; ils sont rapprochés de la ligne médiane et la suture épistomienne est en général assez peu marquée (sauf chez *Conwentzia*). Il n'y a pas de suture frontale et la suture clypéo-génale se dirige vers l'avant et latéralement ; elle tourne ventralement et se termine au niveau de l'articulation mandibulaire antérieure peu ou pas marquée (il n'y a pas différenciation de condyle). Le processus d'incorporation du clypéus est relativement faible chez *Coniopteryx* ; il s'accentue chez *Semidalis* et *Conwentzia* pour atteindre son maximum de développement chez *Aleuropteryx* où il peut même intéresser le labre (en partie tout au moins). Chez cette espèce les prétentorinas sont situés en arrière du niveau des ommatidies ; les sutures clypéo-génales sont parallèles et bien marquées en avant par une zone pigmentée et sclérifiée qui passe ventralement, constituant la branche latérale du sclérite en Y ; le pied de celui-ci, bien que n'atteignant pas l'emplacement de l'articulation antérieure de la mandibule, a été interprété comme le résultat de la fusion du sclérite épipharyngien et de la suture clypéo-génale. Nous avons signalé la présence d'une « cloison » *(cldv)* réunissant intérieurement le pied de ce sclérite en Y à la portion dorsale moyenne de la suture clypéo-génale ; cette formation présente ainsi les mêmes rapports et la même position qu'un phragme paraclypéal sauf en ce qui concerne le prétentorium qui s'attache, non sur cette cloison (cf. phragme paraclypéal des Diptères par exemple), mais sur la capsule céphalique. Des réserves s'imposent donc. Il semble que ventralement la partie latérale au sclérite en Y soit de nature génale en raison de l'innervation mandibulaire *(nMdleg)* ; la portion dorsale de la suture est comparable à celle rencontrée chez les larves de *Myrmeleon*, *d'Osmylus* et de *Chrysopa*, c'est-à-dire que le domaine mandibulaire se trouve laminé par l'extension des régions antennaires.

Ainsi chez *Aleuropteryx* un territoire génal, passé en position ventrale, participe à l'occlusion des cavités préorales en recouvrant dorsalement et latéralement la base du stylet mandibulaire.

En conclusion, la suture clypéo-génale des larves de Planipennes correspond à un paraclypéus laminé et — fait à souligner — il existe un domaine mandibulaire dans cette suture composite.

B. — AIRE ANTENNAIRE

Latéralement au fronto-clypéus chez les Chrysopides et les Osmylides, au clypéus (incorporé) chez les Conioptérygidés, s'étend une aire portant apicalement les antennes. Cette aire peut être repérée par les soies et sensilles supra-antennaires desservis par le nerf antennaire ; sa limite antérieure est indiquée par les prétentorinas et les attaches musculaires pharyngiennes ; sa limite postérieure n'est pas évidente. Chez *Chrysopa* (fig. 63) la suture en Y *(lecd)* aboutit au voisinage de la

Source : MNHN, Paris

zone d'attache des ligaments du bras dorsal tentorial *(dta)* et, si on la prolonge jusqu'aux prétentorinas, elle coupe alors l'aire d'insertion des soies supra-antennaires (rappelant la condition réalisée chez *Osmylus*). Nous avons vu que cette ligne cedysiale pouvait se trouver sur le trajet des sutures frontales et postfrontales, d'abord réunies en arrière puis se séparant en direction antéro-latérale ; la suture frontale doit théoriquement rejoindre les prétentorinas. Typiquement, la suture postfrontale rejoint également les prétentorinas en passant sous l'antenne.

Se plaçant à un autre point de vue, CHAUDONNERET (1950) considère le supratentorium comme appartenant aux trois métamères : proto-, deuto- et tritocéphaliques. En outre, nous avons vu que le bras dorsal du tentorium des Planipennes donne attache, à sa base, à de petits faisceaux mandibulaires (voir le chapitre consacré au tentorium). On peut penser que la suture postfrontale forme la limite des métamères proto- et deutoeéphaliques ; la région comprise entre les sutures, postfrontale et frontale, a été nommée postfront. Cette aire n'est peut-être pas entièrement deutocérébrale : cela est lié à la question de l'appartenance métamérique des soies de cette région ; il est admis que des nerfs sensoriels (et moteurs) peuvent être « captés » par l'antenne ; nous donnerons comme exemple le nerf antennaire accessoire des Machilides (BITSCH, 1963) et les bases antennaires des Lépismes (CHAUDONNERET, 1950 : innervation tégumentaire t38). Chez les Névroptères, les soies supra-antennaires sont desservies par le nerf antennaire ; il est donc logique de les rapporter au segment deutoeérébral et il est possible de considérer la suture frontale comme la limite deuto-tritocérébrale.

CONTREFORT POSTANTENNAIRE.

COOK (1944, 1949) figure chez les larves de Diptères une ligne de renforcement autour de l'antenne ; elle est nommée : contrefort postantennaire (« postantennal buttress »). Dans certains cas, l'auteur relie (en pointillé) ce contrefort à la suture clypéo-frontale (1949 : fig. 4, *Chironomus : « postfrontal ? suture »*) ; ce contrefort passe en avant des yeux et son bord distal n'est autre que le cadre oral ; les prétentorinas doivent être placés à proximité de la jonction du contrefort et du phragme paraclypéal. FÉLIX (1962) signale un phragme chez *Dixa*, il renforce le foramen antennaire.

Le bourrelet circum-antennaire des larves de Planipennes est comparable à ce contrefort postantennaire. Nous avons vu que la suture clypéogénale résultait de l'étirement d'une région subgénale, le paraclypéus, serrée entre le clypéus et la géna ; supposons alors une avancée de l'antenne : l'aire tritocérébrale située sous l'antenne et la géna seront comprimées et formeront un bourrelet en avant de la base antennaire ; ce bourrelet s'accolera médialement à la suture clypéo-génale et ventralement à la subgéna portant l'articulation antérieure de la mandibule. Ainsi sera réalisé le dispositif rencontré chez la larve de *Chrysopa*. Ce que nous avons nommé suture clypéo-génale *(sClpge)* dans la description de cette larve serait donc plus complexe car en partant du clypéus (tritocéphalique) on traverse un domaine mandibulaire (paraclypéus + géna), tritocéphalique à nouveau et enfin antennaire ou deutocéphalique.

Source : MNHN, Paris

C. — AIRE OCULAIRE

L'aire oculaire, latéro-postérieure à l'aire antennaire, porte les ommatidies. Chez *Chrysopa* et chez *Osmylus*, les soies de cette région sont desservies par un nerf *(nleg)* issu de la face ventro-latérale du cerveau. Ces soies sont absentes chez les Conioptéryginés ; chez *Aleuropteryx*, où elles existent, nous n'avons pas pu repérer leur innervation. Attribuer ce nerf à un neuromère déterminé est problématique car il est difficile de le suivre à l'intérieur de la masse cérébrale et l'anatomie comparée ne nous est pas d'un grand secours. La place nous manque pour exposer et discuter les faits rapportés par les auteurs sur l'innervation tégumentaire céphalique (nous renvoyons à l'analyse faite par Bitsch en 1963). On peut cependant admettre que l'aire portant les ommatidies est protocérébrale, ce terme étant pris au sens que lui donne Weber (1952), c'est-à-dire : acron et métamère préantennaire (Heymons, 1901) ; mais nous ne connaissons pas l'appartenance métamérique de la région d'insertion des soies supra-oculaires.

D. — AIRES POSTÉRIEURES ET VENTRO-LATÉRALES

Contigu à la région précédente, un domaine donne attache à des muscles mandibulaires et les soies présentes sont desservies par des ramifications du nerf de ce segment. Plus en arrière, les soies *(SVx)* reçoivent leur innervation du nerf jugulaire *(cf. infra)*. En outre, chez *Chrysopa*, cette région donne attache aux faisceaux musculaires pharyngiens postcérébraux *(ddphp)*.

Latéralement, le domaine mandibulaire s'étend très loin vers l'arrière et, chez les larves de Planipennes, on ne peut parler de postgéna (sauf pour les régions d'attache de certains muscles maxillaires). Bordant ventralement la géna, la subgéna, fortement sclérifiée est remarquable par son allongement ; sa partie postérieure est soudée au métatentorium et au bourrelet postoccipital ; elle porte, à l'arrière, l'articulation maxillaire *(α'')* et, à l'avant, l'articulation postérieure de la mandibule *(α')*. On peut comparer ce dispositif au schéma donné par Snodgrass (1928, fig. 49 B) pour la larve du Coléoptère *Silpha obscura*. Cette portion de la subgéna est d'origine pleurostomienne en raison de la présence des attaches musculaires mandibulaires ; seules, la marge où s'attache la maxille et la région de l'articulation cardinale *(α'')* appartiennent au segment maxillaire ; l'hypostome est donc très réduit.

1) LE PHRAGME OCCIPITO-POSTOCCIPITAL

Comme nous l'avons dit à propos de *Coniopteryx*, il n'y a pas de suture ni de crête interne (sauf la lame phragmatique signalée chez

Source : MNHN, Paris

Aleuropteryx), mais un bourrelet sclérifié interrompu dorsalement. Snodgrass (1928, 1935) admet que la suture postoccipitale sépare le domaine maxillaire (occiput) du domaine labial (postoceiput) ; or, la musculature contredit cette opinion : le bourrelet postoccipital *(bpoc)* des Conioptérygidés donne attache à des muscles mandibulaires, maxillaires et à des faisceaux longitudinaux dorsaux venant du prothorax. Selon Bitsch (1963 : fig. 4), le phragme occipital de *Machilis* résulterait de l'accolement de trois endophragmes : prothoraco-labial, labio-maxillaire, et maxillo-mandibulaire. Cependant, il n'est peut-être pas nécessaire de faire intervenir des endophragmes dans tous les cas : on peut supposer que l'extension vers l'arrière de la musculature tergo-appendiculaire (surtout mandibulaire) a laminé les régions tergales des segments postérieurs suivant des lignes sinueuses.

Le problème se pose différemment chez la larve de *Chrysopa*. Nous avons vu que toute la région postérieure de la tête est enfoncée dans le prothorax et présente une double paroi qui peut être plus qu'un phragme : Sundermeier (1940) a décrit chez la larve de Fourmilion une coaptation entre une fossette située sur l'occiput et un repli prothoracique (Z) ; on peut voir dans les sclérites latéro-postérieurs de *Chrysopa (scloc)* et d'*Osmylus (occal)* des formations homologues à la fossette de *Myrmeleon* et supposer que le repli prothoracique n'est plus libre mais soudé au tégument occipital ; ainsi le postocciput serait inclus dans la face postérieure de la double paroi. Cette face postérieure donne attache à des muscles longitudinaux dorsaux tandis que la face antérieure reçoit de puissants faisceaux adducteurs mandibulaires et quelques faisceaux maxillaires ; le segment labial, bien que théoriquement présent, n'est pas repérable dans ce phragme.

2) LE POSTOCCIPUT

Le tégument postérieur à la suture occipito-postoccipitale a été nommé postocciput ; son appartenance métamérique est controversée. Pour Snodgrass, il est labial mais cet auteur ne dit rien au sujet des muscles longitudinaux qui, le traversant, s'insèrent sur la crête postoccipitale. Selon Bitsch (1963) il est prothoracique chez les Machilides. Chez les Collemboles, Denis (1928) fait remarquer l'attache très antérieure sur la capsule céphalique de certains muscles longitudinaux dorsaux et leur innervation mixte, céphalique par la branche récurrente du nerf d'Hoffmann, thoracique par le nerf intercalaire ; ce seraient donc des muscles intersegmentaires. On voit reparaître le critère nerveux dans une région complexe séparant deux tagmes. La question de la valeur du système des nerfs intercalaires (encore nommés « jugulaires ») a été posée par Denis (1928) qui en a montré l'importance ; il nous a paru intéressant d'en donner un bref aperçu.

Source : MNHN, Paris

3) LA QUESTION DES NERFS JUGULAIRES ET L'INTERPRÉTATION DES RÉGIONS POSTÉRIEURES DE LA TÊTE

Chez la larve d'*Osmylus* (Wundt, 1961), il existe un nerf jugulaire antérieur qui dessert les muscles *M18* et *M19* (c'est la quatrième innervation de ce dernier mais s'agit-il vraiment d'une innervation motrice ?). Le nerf jugulaire postérieur, relié au rameau antérieur, part de l'arrière de la masse sous-œsophagienne, dessert les muscles « Kopfbeweger » (« moteurs céphaliques ») et donne une branche sensorielle *(Niegepi)* pour les soies du vertex. Chez *Chrysopa* un nerf issu du nerf labial dessert les soies labiales et pénètre ensuite dans la masse sous-œsophagienne. Légèrement en arrière, émerge un nerf comparable au *n jug post* d'*Osmylus* destiné aux soies du vertex et aux muscles longitudinaux dorsaux. Chez les Conioptérygidés, le dispositif est variable ; la liaison *(njuga)* entre le nerf labial et la branche ascendante du nerf jugulaire *(njugp)* est nette chez *Coniopteryx* et *Aleuropteryx* ; elle n'existe pas chez *Conwentzia* ; chez *Semidalis*, il ne semble pas y avoir de liaison entre la masse sous-œsophagienne et le nerf jugulaire. Ainsi, chez les larves de Planipennes, les effecteurs sont constants mais on constate de grandes variations dans le trajet des nerfs au voisinage des centres nerveux.

L'existence de nerfs mixtes labio-prothoraciques est générale chez les Insectes. En dehors du nerf labial principal et en arrière de lui, naissent plusieurs nerfs de la masse sous-œsophagienne (indépendamment du système de Leydig). Les uns sont indubitablement labiaux : les branches 2 à 6 chez *Lepisma* (Chaudonneret, 1950), les branches 1 et 2 chez les Psoques (Badonnel, 1934). D'autres, préposés aux glandes labiales, sont également à rattacher au labium : *lb'3* des Psoques (Badonnel, 1934), *salNv* des Hémiptères (Ewen, 1962), *n.* salivaires des Termites (Holmgren, 1909 ; Nesbitt, 1941) ; des Dermaptères (Nesbitt, 1941 ; Kühnle, 1913) ; *nspg* des Mécoptères (Bierbrodt, 1943) ; m des Orthoptères (Albrecht, 1953) ; *ns* de *Grylloblatta* (Nesbitt, 1958).

Les autres nerfs, plus postérieurs, desservent en général la musculature collaire ; ce sont :

— Chez les Ptérygotes : Hémiptères (Ewen, 1962) *CNv* : muscles postcéphaliques et céphalothoraciques. — Termites, Holmgren (1909) et Nesbitt (1941) ne s'accordent pas ; le premier signale un nerf jugulaire qui partirait du nerf labial, le second un nerf *(n.c.)* pour les muscles collaires. — Dermaptères : Nesbitt (1941) et Kühnle (1913) mentionnent un nerf pour la région collaire. — Orthoptères, *Locusta* (Albrecht, 1953) *n1 - n2* pour les muscles et la membrane collaire, *n3* destiné aux régions postérieures du collum, il s'anastomose avec le premier nerf prothoracique. — *Grylloblatta* (Nesbitt, 1958) *nc* : muscles collaires. — Psoques (Badonnel, 1934) *lb'4* qui s'anastomose avec un nerf prothoracique et *tl* qui va au corps tentorial. (Nous renvoyons également à l'article de Schmitt, 1962, tableaux I, II et III).

Source : MNHN, Paris

— Les Aptérygotes sont mieux connus : Diploures (Bitsch, 1952) le nerf postérieur 2, anastomosé avec le nerf prothoracique, dessert les muscles longitudinaux ventraux et le tégument de la région postérieure du pli oral. — Machilides (Bitsch, 1963) schématiquement existent un nerf *ni1* pour les longitudinaux ventraux et un nerf *ni2* pour les dorsaux ; des anastomoses sont présentes entre : *ni1* - nerf de Leydig, *ni2* - nerf prothoracique. — *Lepisma* (Chaudonneret, 1950) le nerf intercalaire *(nint)*, anastomosé avec la branche 5, innerve des muscles longitudinaux prothoraciques et des tergo-sternaux. — Collemboles (Denis, 1928) *Onychiurus* : deux nerfs intercalaires, *i* pour les longitudinaux ventraux, anastomosé avec le nerf de Leydig et *i'* pour les longitudinaux ventraux et dorsaux, anastomosé avec un nerf prothoracique. Chez *Anurida* un seul intercalaire *(i + i')* ; la branche postérieure du nerf d'Hoffmann, dessert des longitudinaux dorsaux et une aire tégumentaire céphalique, le nerf intercalaire innerve des longitudinaux dorsaux et des ventraux, il s'anastomose avec la branche précédente, le système de Leydig et le nerf prothoracique.

Il y a donc deux nerfs intercalaires : l'un s'anastomosant avec le système de Leydig et desservant des muscles longitudinaux ventraux, l'autre recevant des fibres du prothorax et innervant des longitudinaux ventraux et dorsaux. Pour Denis ce dernier intercalaire est exclusivement prothoracique alors que le précédent est mixte, labio-prothoracique.

On pense immédiatement à rapprocher le nerf impair d'*Osmylus (Nup)* du premier intercalaire en raison d'une part des muscles desservis et d'autre part de sa position médiane ; le nerf jugulaire postérieur devient alors homologue au second nerf intercalaire ; mais il convient de remarquer que son départ se fait de la masse sous-œsophagienne, non des connectifs et de noter également son caractère mixte : il dessert des muscles longitudinaux dorsaux (ce qui est un argument favorable) et innerve la région du vertex, ce fait allant à l'encontre d'une appartenance purement prothoracique selon Denis (pour Birsch, les deux nerfs intercalaires de *Machilis* possèdent des fibres des deux neuromères). *Chrysopa* montre une condition analogue à celle d'*Osmylus*, exceptée la parité des nerfs desservant des muscles longitudinaux ventraux. Par contre, chez les Conioptérygidés, nous n'avons pas repéré de nerf issu de la masse sous-œsophagienne et desservant ces muscles. Il est possible que la liaison entre le nerf labial et le nerf jugulaire soit constituée de fibres sensibles labiales destinées aux soies du vertex, leur trajet pouvant être intraganglionnaire chez *Conwentzia* ; le cas de *Semidalis* est d'interprétation plus délicate : si aucune liaison n'existe avec la masse sous-œsophagienne, il faudrait admettre que les fibres prothoraciques empruntent le nerf labial pour rejoindre le nerf jugulaire et de là les muscles longitudinaux. Chez *Osmylus*, la racine du nerf jugulaire contiendrait donc des fibres labiales sensibles *(n jug ant* et *post)*, motrices *(n jug ant)* et prothoraciques motrices *(n jug post)* ; en l'absence d'une anastomose entre le nerf jugulaire et un nerf prothoracique on doit admettre que les fibres de ce neuromère remontent dans le connectif. Des exemples de cheminement vers l'avant sont fréquents, l'émergence pouvant se faire au milieu des connectifs ou de la masse sous-œsophagienne.

Source : MNHN, Paris

Ainsi, il semble bien que les nerfs intercalaires (ou jugulaires) de la région limite labio-prothoracique contiennent, comme dans le thorax, des fibres originaires des deux neuromères. On peut alors se demander si les muscles longitudinaux, dorsaux et ventraux, ne sont pas également intersegmentaires.

Chez les Collemboles, il est incontestable que les muscles longitudinaux dorsaux présentant un parcours céphalique sont desservis par des nerfs céphaliques. Chez les Thysanoures, selon Bitsch, les muscles longitudinaux dorsaux sont entièrement prothoraciques ; le « postocciput » est alors également prothoracique (au moins sa marge postérieure). Chez les Ptérygotes, nous soupçonnons que les deux neuromères, labial et prothoracique, envoient des fibres dans les nerfs intercalaires ; par contre, nous ne connaissons pas la part de chaque neuromère dans l'innervation des effecteurs. L'exemple des Conioptérygidés montre que des fibres sont labiales par le nerf jugulaire antérieur mais la composition du nerf émergeant postéro-dorsalement de la masse sous-œsophagienne ne peut être que supposée. Il est difficile d'attribuer l'innervation des soies du vertex à tel ou tel neuromère ; cependant la nature labiale de cette innervation semble la plus probable. Quant à la musculature longitudinale dorsale des larves de Planipennes il est, pour les mêmes raisons, difficile de se prononcer ; là encore il serait nécessaire de chercher les trajets des fibres nerveuses à l'intérieur des nerfs jugulaires et de la masse sous-œsophagienne.

Le problème est sensiblement le même pour les régions ventrales de la tête. Les muscles longitudinaux ventraux, s'attachant sur le métatentorium reçoivent leur innervation, chez *Chrysopa* et *Osmylus*, de nerfs issus de l'arrière de la masse sous-œsophagienne ; mais nous ne savons pas si ces nerfs sont mixtes ou s'ils ne contiennent que des fibres prothoraciques.

E. — LE TENTORIUM LES FORMATIONS ENDOSQUELETTIQUES

1) FORME GÉNÉRALE DU TENTORIUM

Chez les Chrysopides et les Osmylides, le tentorium a la forme de la lettre H, les bras postérieurs ou métatentoria étant longs et le corps tentorial situé au milieu du tentorium ; il y a un bras dorsal ou supratentorium. Chez les Conioptérygidés, les métatentoria sont presque inexistants, le prétentorium et le corps tentorial se rejoignent sensiblement au niveau des métatentorinas ; les prétentoria sont longs mais il n'y a pas de bras dorsal. Chez les Myrméléonidés, le tentorium, situé à l'avant de la capsule céphalique en raison du grand développement des aires postérieures (cf. *infra*), présente également la forme de la lettre H ; mais ici le tentorium est situé dans un plan perpendiculaire à l'axe de

Source : MNHN, Paris

la tête, les métatentorinas étant situés au même niveau que les prétentorinas ; le corps tentorial est aplati dorso-ventralement en une lame antéro-postérieure. En outre, SAFFRÉ (1957) signale chez la larve d'*Acanthaclisis* une formation endosquelettique postérieure : le tentorium collaire ; nous ne l'avons pas retrouvé chez *Myrmeleon*.

2) LE TENTORIUM ANTÉRIEUR OU PRÉTENTORIUM

Bien développé chez toutes les larves de Planipennes, le prétentorium donne attache à la majorité des muscles tentoriaux de la maxille *(PTsty, PTst* et *PTcd)*. Chez les Conioptérygidés, ces muscles ont une position très antérieure presque au niveau des prétentorinas ; le prétentorium donne encore attache à la musculature antennaire et au muscle labral postérieur *(mlrp)* ; cette origine inhabituelle n'est pas nécessairement due à un glissement d'attache : on sait que l'invagination du prétentorium ou prétentorina se fait entre les segments mandibulaire et tritocérébral (nous verrons qu'il faut également admettre l'existence d'une aire antennaire) ; il n'est donc pas étonnant qu'une région frontale, donnant attache au muscle *mlrp*, ait été entraînée. Le recul des prétentorinas, lié à l'incorporation du clypéus, a été mentionné et discuté. Chez les Chrysopidés et Osmylidés, le prétentorium donne attache au muscle *stb*, typiquement frontal ; l'origine prétentoriale de ce muscle appelle les mêmes remarques que celles formulées à propos du muscle *mlrp* des Conioptérygidés (ce muscle, chez les Chrysopidés et Osmylidés, a une origine typique, frontale). Le bras dorsal ou supratentorium, relié au crâne par un éventail de formations fibrillaires, donne attache à tous les muscles antennaires et aux deux petits faisceaux adducteurs mandibulaires *(DTMd)* chez *Chrysopa* et à une partie seulement chez *Osmylus*. La valeur morphologique du supratentorium est l'objet de nombreuses discussions. Selon l'interprétation classique de SNODGRASS (1928, 1935), confirmée par les recherches embryologiques, le bras dorsal est un dérivé du prétentorium et peut secondairement se relier au crâne. CHAUDONNERET (1950), reprenant la conception de DENIS (1928) sur l'origine des formations tentoriales, attribue au supratentorium la valeur d'endophragmes (proto- deutocéphalique et deuto-tritocéphalique). Nous ne discuterons pas ici la présence protocéphalique ; mais nous remarquerons que l'attache supratentoriale d'un muscle mandibulaire complique singulièrement l'interprétation, à moins d'admettre un déplacement de l'origine de ce muscle.

La présence de muscles antennaires sur le tentorium suggère quelques réflexions. On constate que les muscles extrinsèques de l'antenne peuvent s'attacher soit sur le tentorium (prétentorium ou bras dorsal), soit sur le crâne. Il est possible de dire que, primitivement, les deux conditions coexistaient, les variations observées étant alors dues à la perte de l'un ou de l'autre de ces groupes de muscles ; mais l'opinion classique donne aux muscles antennaires une origine crânienne ; il est permis de se demander par quelle voie s'est effectué le transfert d'attaches, (que l'attache primitive de ces muscles soit tentoriale (BITSCH,

Source : MNHN, Paris

1963) ne change que le sens du déplacement). Il est évident que s'il s'agit de muscles tritocéphaliques « captés » par l'antenne (Denis, 1928) l'interprétation est facile car la présence du segment tritocérébral a déjà été reconnue dans le prétentorium. En acceptant la présence d'endophragmes, il est facile de faire passer les muscles antennaires directement du crâne aux supratentoria et, lorsque ceux-ci sont secondairement absents, au prétentorium ; mais il faut souligner la fragilité d'une telle hypothése en raison de l'absence de continuité squelettique entre le crâne et les supratentoria. Dans l'hypothèse classique, les muscles antennaires ne peuvent passer que par le prétentorium ; les prétentorinas se formeraient donc entre les métaméres deuto-, tritocéphalique et mandibulaire, ce qui n'est en contradiction ni avec les données de l'anatomie comparée ni avec celles de l'embryologie (Heymons, 1895, place les invaginations du tentorium dans une région située entre les bases antennaires et les mandibules). Ainsi, la présence d'une attache supratentoriale d'un muscle mandibulaire chez les larves de Planipennes s'interprète plus facilement en suivant l'opinion de Snodgrass. Concilier les deux théories n'est peut-être pas impossible : en admettant que le supratentorium est constitué, d'une part, d'une évagination du prétentorium ayant entraîné une aire antennaire et, chez les Planipennes, une aire mandibulaire (la portion tritocéphalique n'est pas repérable) et, d'autre part, d'une formation fibrillaire, dissépimentaire, analogue à un suspenseur du tentorium, reliant l'évagination tentoriale au crâne.

3) LE TENTORIUM POSTÉRIEUR OU MÉTATENTORIUM LE CORPS TENTORIAL

Le tentorium postérieur est bien développé chez les Chrysopidés, Osmylidés, Myrmeléonidés ; il est réduit chez les Conioptérygidés ; il donne attache aux muscles métatentoriaux du stylet maxillaire (Conioptérygidés), aux muscles labiaux *(b3, b5, prmtTa, p)* et, chez *Chrysopa*, aux faisceaux pharyngiens ventraux postérieurs. Le corps tentorial ne présente rien de particulier sinon sa position postérieure chez les Conioptérygidés (courbé vers l'arrière, il pénètre dans la cavité thoracique) ; il reçoit les muscles ventraux cibariaux et pharyngiens *(dvc* et *dvph)* et, chez *Coniopteryx* et *Semidalis*, le muscle labial *prmtTp*.

Métatentorinas.

Nous avons vu dans la partie descriptive, leur emplacement au bord ventral postérieur de la capsule céphalique chez les Conioptérygidés et Chrysopidés et nous avons été conduit à admettre que chez *Aleuropteryx*, l'invagination métatentoriale a entraîné une partie du tégument céphalique en raison de la présence de muscles mandibulaires (qui ne peuvent être des adducteurs tentoriaux) sur la paroi de cette invagination ; cette interprétation se rapproche de celle émise à propos de l'attache prétentoriale de muscles d'origine frontale).

Source : MNHN, Paris

L'étude du squelette et de la musculature tentoriale nous permet de séparer les larves de Myrméléonidés, où le tentorium postérieur et les métatentorinas sont très éloignés du bord postérieur de la capsule céphalique des larves de Chrysopidés, Osmylidés et Conioptérygidés. Dans ce dernier groupe de familles, le tentorium postérieur donne attache à des muscles longitudinaux ventraux ; il ne peut donc être uniquement constitué de l'endophragme maxillo-labial : d'autre part, chez *Chrysopa*, existe un processus tentorial postérieur *(pTp)* relié à la paroi ventrale de la tête par un tractus fibrillaire. La présence de muscles longitudinaux ventraux sur un processus métatentorial chez *Osmylus* (Wundt, 1961 : *TIhhF*) similaire à celui de *Chrysopa* nous suggère que la face postérieure de ce processus et la région postérieure de la crête postoccipitale peuvent être considérées comme prothoraciques (tout au moins en partie) ; la limite labio-prothoracique est alors figurée par une ligne passant en avant des premiers muscles longitudinaux ventraux (fig. 72) ; elle remonte sur le processus tentorial et suit le bord de la crête postoccipitale ; les plissements latéraux situés en arrière des métatentorinas sont d'origine prothoracique en raison de la présence de faisceaux longitudinaux ventraux (plus latéraux que les faisceaux précédents). Chez les larves de Myrméléonides, le tentorium ne reçoit pas de muscles prothoraciques mais Saffré (1957) signale un tentorium collaire chez la larve d'*Acanthaclisis* ; de forme assez complexe, il donne attache à des muscles « appendiculaires gnathaux » (sans autres précisions) et à des muscles prothoraciques ; l'auteur (Saffré-Gaudin, 1959) ne retrouve pas ce tentorium collaire chez l'adulte. Cela n'est pas particulier aux Névroptères car Badonnel (1934) a trouvé chez les Psocoptères un ligament tentorio-collaire *(TC)* et si nous puisons nos renseignements chez les Aptérygotes nous trouvons un tentorium postérieur chez les Collemboles (Denis, 1928), un tentorium collaire chez les Lépismes (Chaudonneret, 1950) et une lamelle tentorio-collaire chez les Machilides (Bitsch, 1963) ; tous sont interprétés comme endophragme labio-prothoracique. Chez les Ptérygotes, il est probable que cet endophragme existe : il est possible de considérer la région d'attache des muscles longitudinaux ventraux sur le tentorium postérieur comme un endophragme incorporé avec toutefois une réserve : nous ne savons pas si ces muscles longitudinaux ventraux sont entièrement prothoraciques ou intersegmentaires, labio-prothoraciques, nous rejoignons le problème de la composition des nerfs intercalaires dont il a déjà été question.

F. — LE PROGNATHISME ET L'ÉVOLUTION DE LA CAPSULE CÉPHALIQUE CHEZ LES LARVES DE PLANIPENNES

Le prognathisme de la tête des larves de Planipennes se manifeste par la direction antérieure prise par les pièces buccales, en particulier celle des mandibules et des maxilles modifiées en stylets. Le cadre oral tend à devenir perpendiculaire à l'axe de la tête mais la variabilité de la position

Source : MNHN, Paris

du plan du foramen occipital traduit les différences existant dans la réalisation du prognathisme.

Le plan du foramen occipital des larves de Conioptérygidés est sensiblement perpendiculaire à l'axe du corps en raison de la réduction des régions dorsales postérieures de la capsule céphalique. Le clypéus s'incorpore au crâne (le maximum d'incorporation étant atteint chez *Aleuropteryx*) mais l'extrémité antérieure du clypéo-labre est libre et recouvre entièrement, ou en partie, les stylets. La portion subgénale située entre l'articulation maxillaire et l'articulation postérieure de la mandibule s'est allongée entraînant un changement d'orientation de l'axe articulaire de la mandibule : les mouvements d'adduction-abduction ne se font plus dans un plan perpendiculaire à l'axe du corps mais dans un plan très oblique et presque parallèle à cet axe. Par ailleurs, la face ventrale n'est que peu modifiée ; les métatentorinas ont une position typique et le labium ferme ventralement le foramen occipital.

Chez les Chrysopidés (et chez les Osmylidés), le foramen occipital s'ouvre ventralement ; son plan est incliné dorso-ventralement, de l'arrière vers l'avant. Les aires dorsales de la capsule céphalique, très développées, sont en grande partie recouvertes par un repli prothoracique. L'incorporation du clypéus est moins prononcée que chez les Conioptérygidés et le clypéo-labre ne se prolonge pas en avant. Les antennes et les ommatidies ont une position antéro-latérale. Les mouvements de la mandibule se font dans un plan parallèle à l'axe du corps (l'aire subgénale, comprise entre les articulations maxillaire et mandibulaire postérieure, est très étirée). Comme chez les Conioptérygidés, le labium ferme ventralement le foramen occipital, par contre, les métatentorinas ont une position moyenne en raison de l'obliquité du plan de ce foramen.

L'anatomie céphalique des autres larves de Planipennes est moins bien connue (sauf pour *Myrmeleon*, les études sur la musculature manquent). Il semble que les aires dorsales postérieures de la capsule céphalique sont bien développées (moins toutefois que chez les Chrysopidés) ; le plan du foramen occipital est oblique dorso-ventralement, de l'avant vers l'arrière. Les aires latéro-postérieures, qui doivent comprendre des aires génales et des aires postgénales en raison de l'attache de muscles mandibulaires et de muscles maxillaires (Korn, 1943), sont très développées et se rejoignent sur la ligne médiane en comprimant la gula ; celle-ci subsiste encore chez *Psychopsis* sous forme d'une ligne médiane (Crampton, 1921 : suture médio-gulaire), *Ascalaphus* et *Acanthaclisis* ; par contre, chez *Myrmeleon* elle n'est signalée que par un léger épaississement du tégument, uniquement visible sur coupe. En avant de cette ligne médiane, une aire triangulaire représente une portion de la gula (ou un gulamentum, car aucune suture n'est visible entre les métatentorinas) ; en arrière, il doit encore exister une aire gulaire (les auteurs ne nous renseignent pas) peut-être si réduite que les expansions latéro-ventrales semblent fermer le foramen occipital.

Ainsi la tête des larves de Planipennes nous montre une série possible dans la réalisation du prognathisme. Remarquons cependant que les têtes les moins modifiées morphologiquement sont déjà prognathes au point de vue fonctionnel. On assiste chez les Chrysopidés à un grand développement des régions tergales sans profonde modification de la

Source : MNHN, Paris

région ventrale où seule la partie antérieure du cadre oral (portant les articulations mandibulaires) devient perpendiculaire à l'axe de la tête ; le « redressement » de la tête est dû à un aplatissement et à un enfoncement des régions postérieures dans le prothorax. Chez les Myrméléonidés, les régions dorsales s'étendent en direction latéro-ventrale, modifiant l'aspect de la face ventrale : les pièces buccales et le tentorium sont repoussés vers l'avant et le cadre oral devient sensiblement perpendiculaire à l'axe de la tête ; cette dernière acquiert même la possibilité de se renverser dorsalement (position opposée à celle d'une tête orthognathe et que l'on retrouve chez les larves de Coléoptéres Hydrophilides). La face ventrale de la tête des larves de Conioptérygidés semble être le point de départ des modifications rencontrées chez les autres larves de Planipennes mais l'analogie s'arrête là et le seul point commun réside dans la rotation de l'axe d'articulation des mandibules car l'évolution des régions dorsales de la capsule céphalique semble engagée sur une autre voie : il y a mélange de caractère primitif telle la présence d'un clypéo-labre libre et allongé au-dessus des stylets (selon Crampton, 1921 et Withycombe, 1924, la larve de *Psychopsis* posséderait également un clypéo-labre allongé) et de modifications secondaires (incorporation prononcée du clypéus ou recul des prétentorinas, réduction des aires postéro-dorsales de la capsule céphalique). Il est probable que les Conioptérygidés se trouvent sur un rameau très tôt détaché du tronc Névroptéroïde ainsi que l'avait supposé Withycombe (1924). A l'intérieur de la Famille des Conioptérygidés, les subdivisions de la systématique, établies d'après les imagos, se retrouvent dans l'anatomie céphalique des larves : *Coniopteryx* et *Semidalis* sont très proches et cependant suffisamment distincts de *Conwentzia* pour justifier leur séparation (tribus). *Aleuropteryx* est le genre le plus évolué tant par les caractères de la larve que par ceux de l'imago.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE II

LE SYSTÈME NERVEUX

A. — LE SYSTÈME DU GANGLION FRONTAL

Les liaisons existant entre le système nerveux central, le système stomotogastrique, la musculature et les organes sensoriels sont particulièrement complexes et variables dans le détail, à l'intérieur même du groupe des Planipennes. Nous avons schématisé sur la figure 78 les principales modalités connues. Sur chacun des schémas, le cerveau est figuré en grisé, au centre le tube digestif *(TD)* est surmonté du ganglion frontal *(GF)* ; celui-ci est relié au cerveau par ses racines *(RGF)* ; les cruras *(cr)* réunissent le cerveau à la masse sous-œsophagienne *(msoe)*. Sur la figure, en s'éloignant du tube digestif (direction centrifuge), on va en réalité vers l'arrière de l'insecte : — dorsalement, le ganglion frontal, le nerf récurrent *(nrec)* (le *nervus connectivus* n'est pas figuré chez les insectes où il existe) et le ganglion hypocérébral *(ghyp)* ; — ventralement, les organes hypopharyngiens *(oHphy)*, les innervations des muscles dilatateurs ventraux du cibarium *(dvc)* et du pharynx *(dvph)* séparées par la commissure sous-œsophagienne *(3K)*. Quelques réserves sont nécessaires quant à *Chauliodes* et surtout *Corydalis* car les auteurs (Maki, 1936 et Hamman, 1908) n'ont pas établi de distinction entre les formations paires et les glandes neurendocrines ; leurs descriptions ne concordent pas avec celle de Cazal (1948) relative à *Sialis* : les ganglions « *lg* » de *Corydalis* et le deuxième ganglion de *Chauliodes* entrent en rapport avec l'aorte ; ce qui est bien un caractère de corps cardiaques. Le dernier schéma a été établi d'aprés les descriptions de Badonnel (1934) sur les Psoques.

Dorsalement au tube digestif, les racines du ganglion frontal forment un demi-anneau nerveux dont les extrémités, accolées à la partie proximale des nerfs labraux chez les larves de Planipennes (troncs fronto-labraux), rejoignent les centres tritocérébraux (au sens large). Ce demi-anneau est constant chez les Insectes. Chez les Conioptérygidés, le ganglion frontal émet vers l'avant le nerf procurrent impair desservant les dilatateurs cibariaux, le muscle compresseur du labre et la musculature semi-annulaire dorsale (fig. 79) ; latéralement au nerf procurrent, un nerf partant soit du ganglion frontal soit de sa racine dessert le muscle labral postérieur ; il peut, chez *Coniopteryx*, s'anastomoser avec le nerf labral ; ce dernier est exclusivement sensoriel : soies clypéo-labrales, organe épipharyngien *(oEphy)* et épipharynx *(nLms1-2)*. Ce schéma

Source : MNHN, Paris

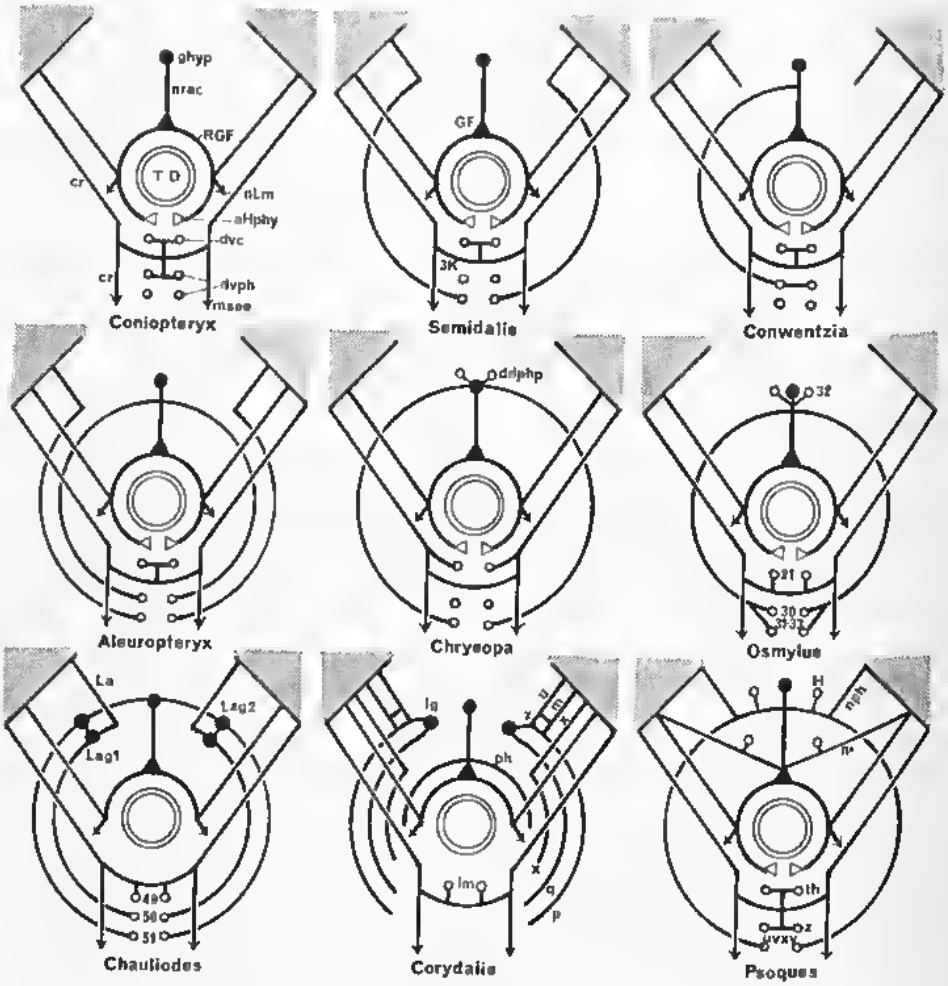


FIG. 78. — Schémas de l'innervation des muscles pharyngiens (explications dans le texte). Le cerveau est figuré en grisé.

peut se compliquer : les nerfs latéraux au nerf procurrent desservent, chez *Chrysopa*, outre le muscle labral postérieur, les dilatateurs cibariaux et même les faisceaux rétracteurs de l'angle oral *(rao)* ; une anastomose réunit le nerf procurrent et les nerfs latéraux. Chez *Osmylus*, les dilatateurs cibariaux sont innervés, soit par le nerf procurrent *(M25-M26)*, soit par le nerf latéral *(M24)* en même temps que le compresseur du labre *(M22)* et le muscle labral postérieur *(M23)*. Le muscle rétracteur de l'angle oral *(rao)* reçoit son innervation soit de la racine du ganglion frontal (Conioptérygidés), soit du nerf latéral *(Chrysopa, Osmylus)*. Les dilatateurs dorsaux du pharynx sont desservis par le ganglion frontal et le nerf récurrent. Ce système nerveux dorsal est relié au cerveau par le *nervus connectivus* chez *Chrysopa*, *Osmylus* et les Psoques (en nous limitant aux espèces figurées) ; en outre, chez ces derniers, existent également un nerf *(nph)* anastomosé au nerf récurrent et un nerf *(n')*

Source : MNHN, Paris

reliant le ganglion frontal au cerveau ; selon Badonnel (1934) ces liaisons seraient tritocérébrales ; enfin, rappelons que, chez tous les Insectes, la racine du ganglion frontal joint ce dernier au cerveau.

Ventralement à la bouche morphologique, on trouve, chez les larves de Planipennes, une ou deux paires d'organes hypopharyngiens *(oHphy)* apparemment sensoriels. La présence de ces organes semble, sinon constante, tout au moins très fréquente chez les Insectes ; ils ont souvent été nommés « ganglions hypopharyngiens » ; ils sont desservis par une paire de nerfs d'origine dorsale (ou latéro-dorsale), issus des connectifs labro-frontaux ou du nerf labral. L'ensemble : ganglion frontal et ses racines, nerfs des organes hypopharyngiens, forme un anneau presque complet autour de la région orale. L'innervation des dilatateurs ventraux du cibarium et du pharynx *(dvc* et *dvph)* est particulièrement intéressante à considérer en raison de sa grande variabilité, tant chez les Planipennes que chez les Insectes en général. La commissure sous-œsophagienne *(3K)* passe en arrière des muscles *dvc* et, en avant des muscles *dvph* ; elle dessert le plus souvent les muscles *dvc* (par exemple : Coniopterygidés, *Osmylus*, *Corydalis*, Psoques) même lorsque ces derniers sont régressés (*Conwentzia*, Psoques) ; mais ces muscles peuvent également être desservis directement par les cruras *(Chrysopa)* ; ainsi, la commissure *3K* ne comporte pas exclusivement des fibres motrices. Les faisceaux ventraux pharyngiens sont desservis selon plusieurs modalités :

— Les faisceaux antérieurs reçoivent leur innervation soit de la commissure sous-œsophagienne (*Coniopteryx*, Psoques et, en dehors des espèces figurées, Collemboles, Machilides) soit d'un nerf circum-œsophagien issu du nerf récurrent *(Conwentzia, Aleuropteryx)* ;

— Les faisceaux postérieurs sont desservis soit par un nerf venant du ganglion hypocérébral ou du nerf récurrent (*Chrysopa*, *Osmylus*, *Chauliodes* (?), Psoques) soit par un nerf issu du cerveau (*Semidalis*, *Conwentzia* (?), *Aleuropteryx*). Risler (1951) signale, chez le Mallophage *Bovicola*, une anastomose *(NFr2 δ)* entre le ganglion frontal et les nerfs des muscles ventraux du pharynx (nerfs qui sont issus de la commissure sous-œsophagienne).

Ainsi, on voit se dessiner en arrière de la bouche, plusieurs anneaux nerveux sensiblement parallèles et plus ou moins complets ventralement ; le premier est constitué par les racines du ganglion frontal et les nerfs des organes hypopharyngiens. Ce dispositif nerveux rappelle celui que Denis (1928) a désigné sous le nom d'anneau oral chez les Collemboles ; constitué dorsalement par le ganglion frontal et ses branches latérales, puis par les deux nerfs médiaux, il se ferme ventralement par la lame fibreuse antérieure (commissure *c*) ; le dispositif est symétrique : l'anneau est relié au cerveau par deux paires de nerfs *(x* et *y)* et à la masse sous-œsophagienne par les nerfs « hypopharyngiens ». Cet anneau oral serait le premier (ou l'un des premiers, si l'on considère les nerfs des organes hypopharyngiens comme faisant partie d'un anneau) d'une succession d'anneaux nerveux et il est même probable que ces derniers ne constituent qu'une partie d'un réseau péristomodéal plus complexe dont la mise en évidence exigerait des techniques particulières ; cela a déjà été tenté par Zawarzin (1924) et Orlov (1924).

Source : MNHN, Paris

Relations entre le système péristomodéal et les centres nerveux.

Jusqu'à présent nous n'avons considéré que les nerfs et constaté la variabilité de leurs trajets ; parfois, les liaisons qu'ils établissent peuvent induire en erreur ou tout au moins conduire à des interprétations très réservées (par exemple les nerfs intercalaires) ; mais cette variabilité est par elle-même intéressante car elle permet de dissocier les fibres ou les groupes de fibres constituant ces nerfs. Ce n'est qu'une première approximation. Aller plus loin exige l'emploi de techniques particulières et malheureusement, nous ne disposons que de peu de renseignements sur le trajet des fibres depuis le centre nerveux jusqu'à l'effecteur (ou de l'organe sensoriel au centre nerveux). Il faut cependant signaler le travail de Willey (1961) qui, bien que ne s'occupant pas des trajets périphériques, nous donne quelques indications sur le trajet des fibres au voisinage et dans les centres nerveux de *Periplaneta americana*. Nous rappellerons brièvement les faits exposés par cet auteur.

Le connectif frontal *(CF)* aboutit au neuropile tritocérébral d'où sont issues les fibres des deux commissures sous-œsophagiennes *(CHI* et *CHII)*. Le nerf labral est formé par la réunion de trois faisceaux : le premier aboutit à un « bouquet » de corps cellulaires situé sous le névrilemme latéral du tritocérébrum entre les deux glomérules ; il contracte des liaisons avec les glomérules trito-, deuto- (?) et protocéphalique ; l'auteur fait remarquer que l'existence de telles liaisons suggère un important système réflexe. Le second faisceau rejoint les fibres de liaison du précédent faisceau. Le troisième faisceau a un trajet particulier : il descend par les cruras vers la masse sous-œsophagienne où il rejoint un groupe de neurones géants ; une commissure intra-ganglionnaire le réunit à son symétrique. Cela confirmerait, en partie, la disposition décrite par Jawlowski (1948) sur l'origine sous-œsophagienne des nerfs labraux ; mais il convient d'être prudent en utilisant les données de cet auteur sachant qu'il fait également venir les nerfs antennomoteurs de la masse sous-œsophagienne. En outre, Baldus avait déjà mentionné en 1924, chez la larve d'*Aeschna*, l'origine sous-œsophagienne d'une partie des fibres du nerf labral.

Un autre fait est intéressant à souligner : le *nervus connectivus*, formé de deux fibres, est, selon Willey, uniquement relié au protocérébrum. Ceci est en contradiction avec la théorie de Chaudonneret (1950) selon laquelle la chaîne sympathique impaire serait constituée du ganglion hypocérébral (relié au protocérébrum) et du ganglion frontal ; ce dernier serait formé par la réunion de trois ganglions primitifs successivement en liaison avec : le deutocérébrum par le *nervus connectivus* (ou les racines dorsales), le tritocérébrum et le neuromère superlingual par les racines ventrales, supposées mixtes. Or, selon Willey, toutes les fibres du connectif frontal se rendent au neuropile « tritocérébral » mais, il est possible que ce neuropile « tritocérébral » ne soit pas exclusivement tritocérébral : il pourrait comporter les centres rostraux.

Du travail de Willey, il est intéressant de retenir :

— L'existence de liaisons entre le ganglion frontal et le nerf labral et entre le ganglion frontal et les commissures sous-œsophagiennes (par les centres « tritocéphaliques ») ;

Source : MNHN, Paris

— La tripartition du nerf labral. La commissure intra-ganglionnaire (qui est ainsi la troisième commissure sous-œsophagienne connue) n'a probablement pas valeur de commissure neuromérique (d'ailleurs on ne peut attribuer une grande valeur à l'argument commissural si l'on songe aux doubles commissures thoraciques des Crustacés).

La commissure sous-œsophagienne *(3K)*.

L'opinion classique en fait la commissure des centres tritocéphaliques. Chez *Thermobia*, qui présente deux commissures, Chaudonneret (1950) rapporte la première *(c1)* au tritocérébrum et la seconde *(c2)* au neuromère superlingual. Bitsch (1963) réfute cette conception : la première commissure *(c1)* n'est qu'une anastomose transverse liée à l'innervation des dilatateurs et non pas une partie de la commissure « tritocérébrale » ; la seconde commissure *(c2)* est la vraie commissure tritocérébrale, souvent incluse dans la masse sous-œsophagienne chez les Ptérygotes. Deux commissures ont été signalées chez les : Lépismes (Chaudonneret, 1950), Machilides (Bitsch, 1963), Dermaptères (Kühnle, 1913), Orthoptères (Albrecht, 1953), Blattes (Willey, 1961) ; le cas des Collemboles doit être mis à part car, selon Chaudonneret et Bitsch, les deux commissures *(b* et *c)* correspondent à la commissure *c1* des autres Aptérygotes ; en outre, signalons que Baldus (1924) mentionne des fibres commissurales (fig. 25 : « *Einströmende Fasern* ») d'origine dorsale, dans la masse sous-œsophagienne ; chaque fois qu'une double commissure existe, c'est la plus dorsale qui dessert les muscles ventraux du cibarium et, éventuellement, du pharynx ; par contre, nous avons déjà signalé que parfois *(Chrysopa)* les muscles en question recevaient leur innervation directement des cruras : la commissure *3K* n'est ainsi pas uniquement constituée de fibres motrices ; elle comporte également des fibres commissurales. L'étude des Planipennes ne nous permet pas d'aller au-delà dans l'interprétation ; tout au plus pouvons-nous émettre l'hypothèse de l'appartenance de cette commissure *3K* au système stomatogastrique ventral ; elle relierait les centres rostraux entre eux, les fibres motrices des dilatateurs ventraux pouvant, ou non, se superposer à ces fibres commissurales.

En conclusion, le système stomatogastrique est beaucoup trop constant et homogène chez les Insectes pour qu'il puisse être considéré comme une formation secondaire. Nous nous rangeons à l'opinion de Denis : ce système, d'origine très ancienne, est lié au stomodéum et non métamérisé. A ce système se sont joints des éléments métamériques (probablement tritocéphaliques) musculaires et nerveux, ces derniers pouvant emprunter le trajet des nerfs stomodéaux ou non : ce serait le cas des nerfs issus du cerveau et destinés aux dilatateurs ventraux pharyngiens. Cela serait valable, non seulement pour les muscles pharyngiens dorsaux et ventraux, mais également pour les dilatateurs cibariaux. L'ensemble du système stomatogastrique forme un réseau péri-stomodéal desservant, outre le pharynx, les régions dorsales et ventrales de la bouche (au sens strict).

Source : MNHN, Paris

B. — LE COMPLEXE HYPOCÉRÉBRAL
(fig. 79)

Les corps allates, pairs et latéro-ventraux chez *Chrysopa* et *Osmylus*, forment une masse impaire également ventrale et rejetée sur le côté chez les Conioptérygidés. Le ganglion hypocérébral et les corps cardiaques sont accolés au-dessus du tube digestif et les nerfs qui en sont issus se fusionnent fréquemment ; mais les liaisons habituellement reconnues existent. Le complexe hypocérébral est relié au système maxillaire par une paire de nerfs notés *nMxall* chez *Aleuropteryx* et *Chrysopa*, *Nmxdcollall* chez *Osmylus* ; il est probable que le nerf *ntrMx* des Conioptérygines (on le perd contre la trachée maxillaire) représente la partie antérieure de cette liaison.

C. — LE SYSTÈME NERVEUX MANDIBULO-MAXILLAIRE
(fig. 80)

Nous avons relaté la présence de renflements *(ggMd)* sur le trajet du nerf mandibulaire et celle d'une anastomose mandibulo-maxillaire *(anMdMx)*. Ces faits ont déjà été signalés chez *Osmylus* par WUNDT et, en dehors des Planipennes, chez de nombreux Insectes. Le tableau I montre la fréquence de ces renflements non seulement à la mandibule, mais également à la maxille et au labium ; en outre, ZACHARUK (1962) fait mention d'anastomoses mandibulo-labrale et antenno-labrale (une seule fibre nerveuse).

Les anastomoses existent indubitablement chez les Planipennes entre les systèmes maxillaire et mandibulaire ; par contre, nous doutons de la réalité de la liaison mandibulo-labrale (ou nerf mandibulaire-racine du ganglion frontal) car nous avons vu, chez les Planipennes, que le nerf mandibulaire *nMdleg* n'entre pas en rapport avec le nerf labral *nLms1*. De plus grandes réserves s'imposent également au sujet de l'anastomose antenno-labrale signalée par ZACHARUK ; nous pouvons la comparer au rapprochement des rameaux *Nlbrmsteg* et *Nantsteg2* signalé par WUNDT chez *Osmylus*.

L'existence de renflements ne peut être mise en doute. Deux possibilités s'offrent (en dehors de celle de la présence de neurones sensoriels) : 1) ces renflements sont constitués de cellules gliales ; le problème se résout alors de lui-même ; 2) ce sont des ganglions, c'est-à-dire qu'ils contiennent des neurones d'association ; quelle serait alors leur signification ? Le seul fait positif est leur liaison directe avec l'appendice ; mais, il serait probablement très osé de les comparer aux ganglions décrits chez les Tardigrades et chez les Annélides Tétrancures ; le cas présenté par les Insectes — anastomoses et « ganglions » — est peut-être secondaire. En outre, selon CHAUDONNERET (1950), cette chaîne latérale annélidienne se retrouverait dans le système neurendocrine des Insectes ; mais ces ganglions auraient perdu leur rôle primitif : desservir les appendices. De plus amples renseignements sont donc indispensables.

Source : MNHN, Paris

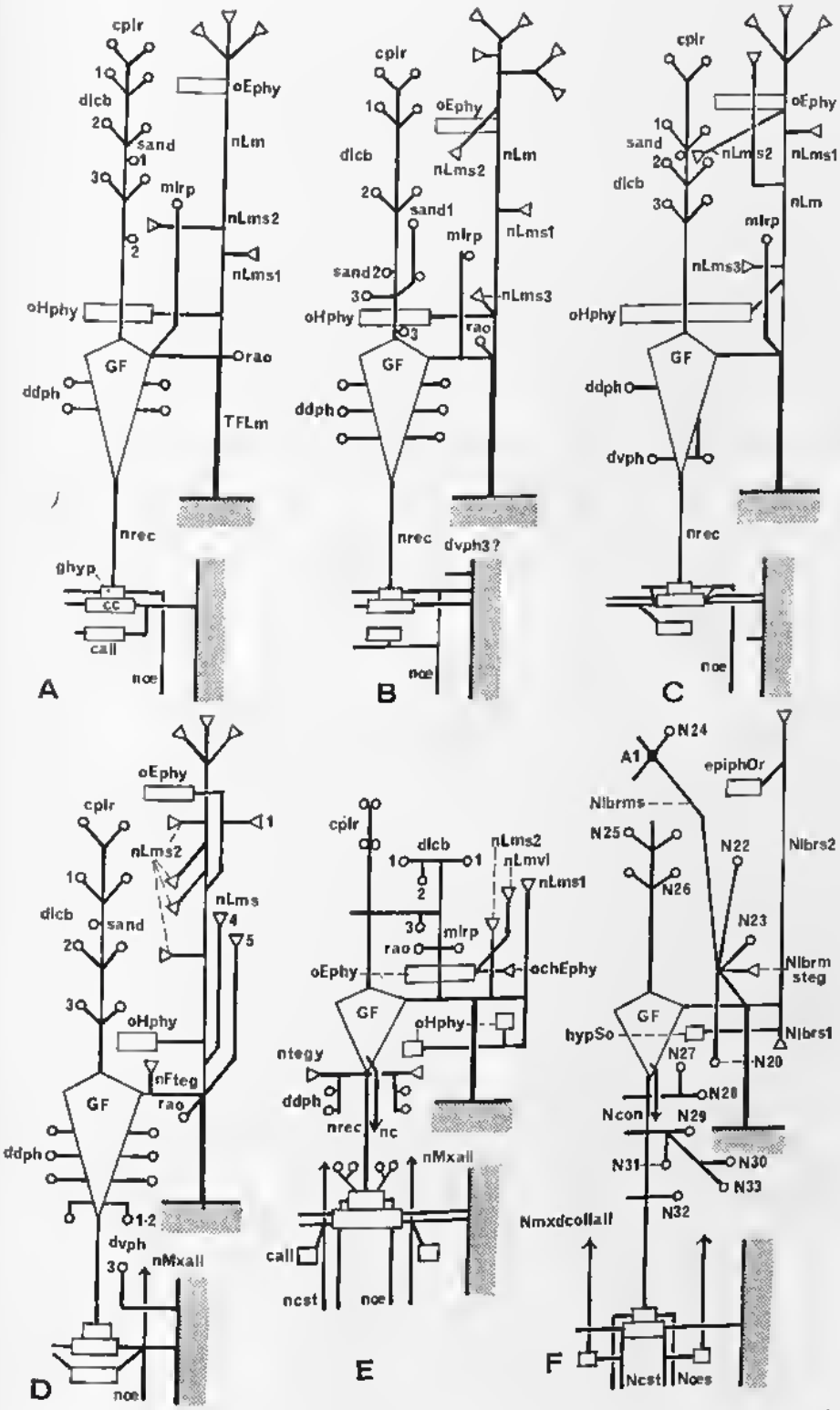
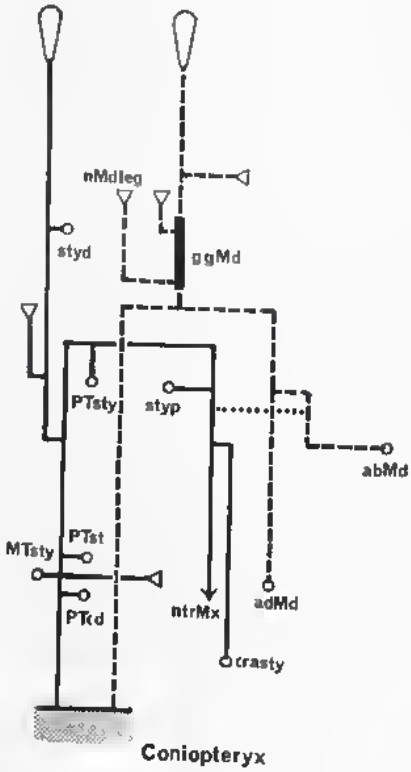
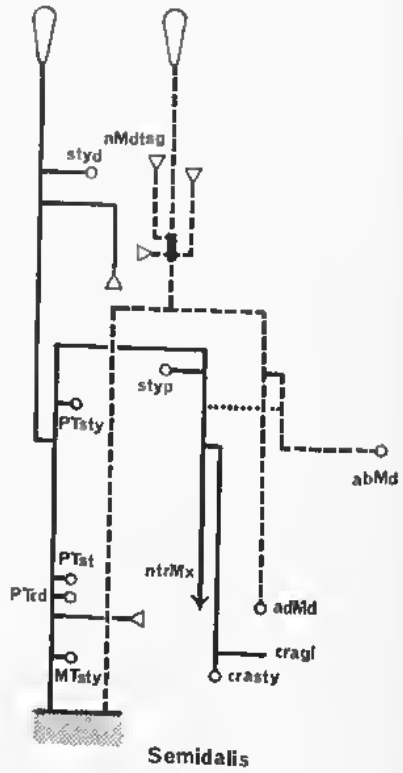


FIG. 79. — Schémas de l'innervation fronto-clypéo-labrale et du complexe hypocérébral des larves de Planipennes (centres nerveux en grisé).
A : *Coniopteryx* — B : *Semidalis* — C : *Conwentzia* — D : *Aleuropteryx* — E : *Chrysopa* — F : *Osmylus*.

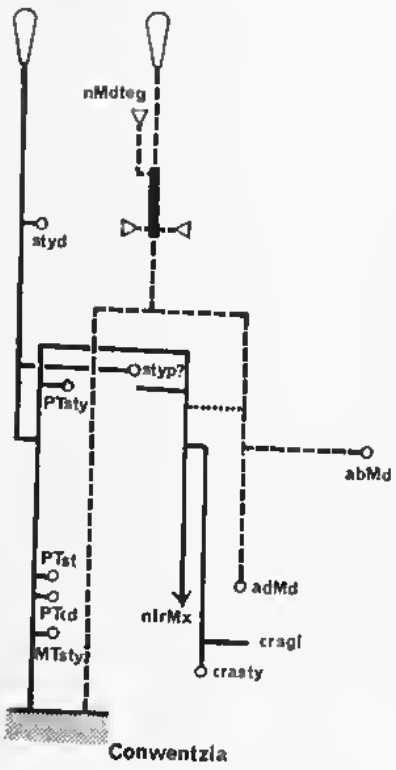
Source : MNHN, Paris



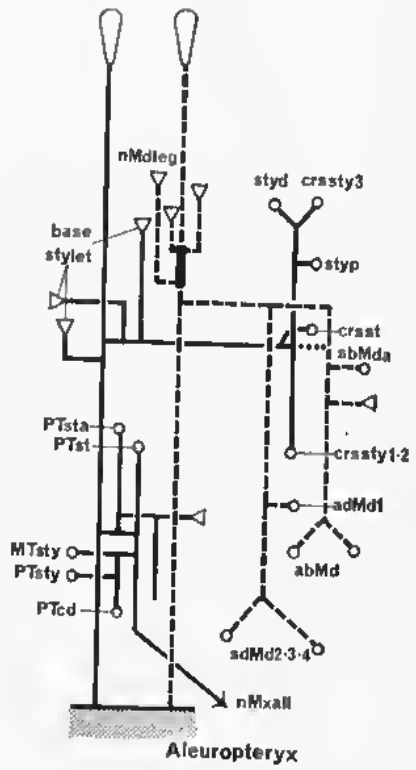
Coniopteryx



Semidalis



Conwentzia



Aleuropteryx

80

Source : MNHN, Paris

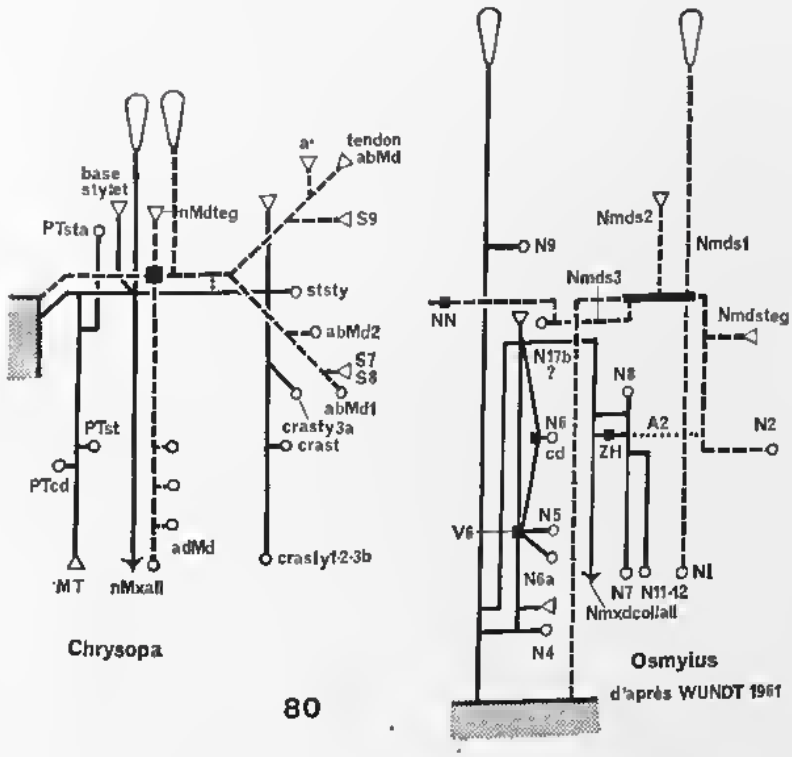


FIG. 80. — Schémas de l'innervation mandibulo-maxillaire des larves de Planipennes (maxillaire : en trait plein, mandibulaire : en trait interrompu et anastomose mandibulo-maxillaire en ligne pointillée ; les renflements sont en trait plus épais).

D. — L'INNERVATION LABIALE
(fig. 81)

Les groupements ont été indiqués au cours des descriptions. Certains paraissent relativement constants *(prmTp* et *prmtd, b3* et *b5)* mais d'autres se dissocient fréquemment : par exemple, l'innervation de *prmTa* est proche de celle de *b3-b5* chez *Coniopteryx* et chez *Semidalis* ; elles se séparent chez *Conwentzia* (*Aleuropteryx* présente un cas intermédiaire). La question de la liaison entre le nerf labial et le nerf jugulaire a été traitée précédemment.

Source : MNHN, Paris

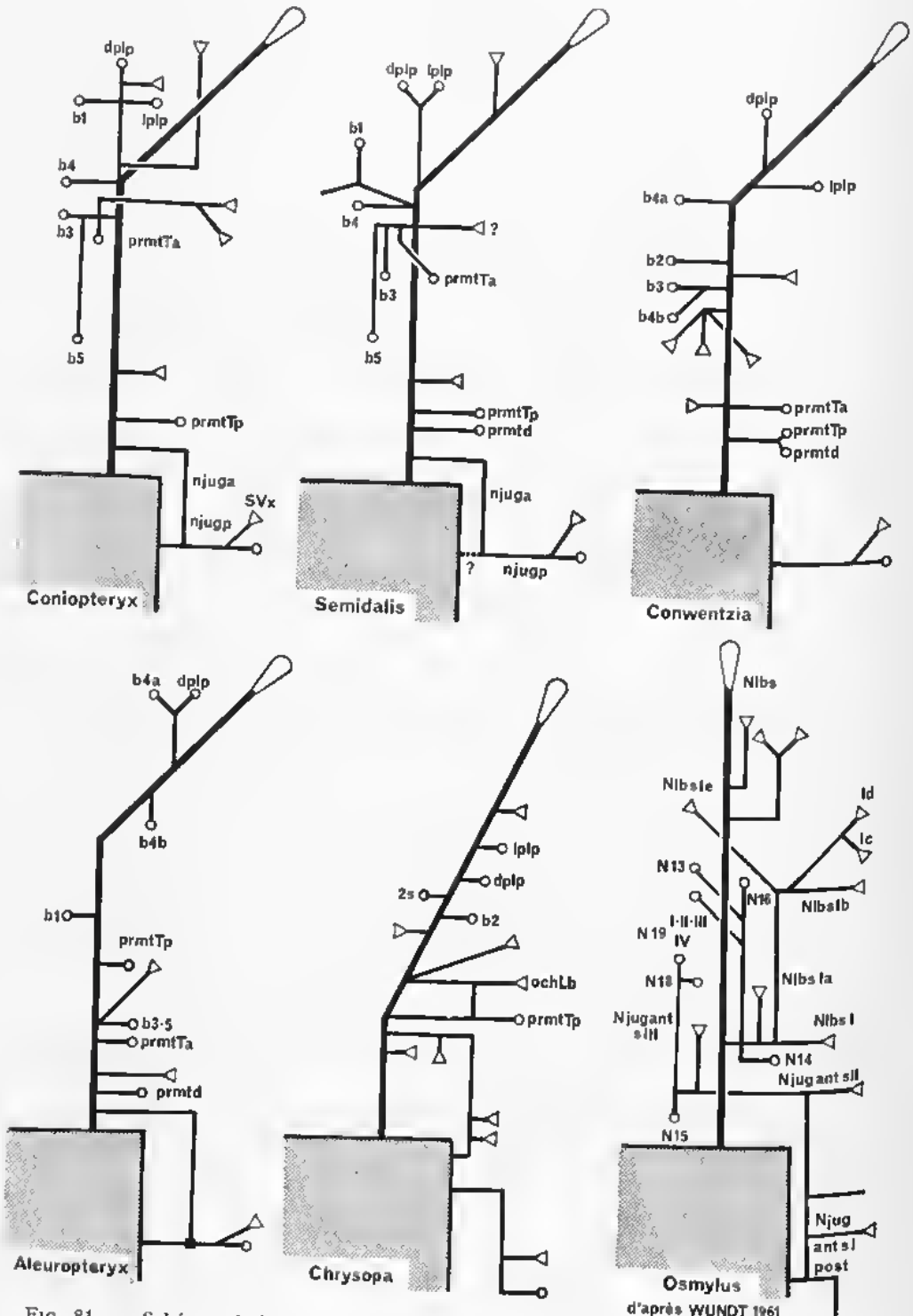


FIG. 81. — Schémas de l'innervation labiale et les nerfs jugulaires des larves de Planipennes (les centres nerveux sont en grisé).

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE III

L'ANTENNE

Le tableau II résume nos connaissances relatives à l'antenne des Planipennes et de Mégaloptères. Nous ne ferons que quelques remarques :

1) Les Planipennes possèdent deux ou quatre muscles antennaires ; les deux premiers correspondent soit à la fusion des muscles ventraux et à celle des dorsaux entre eux, soit à la perte de l'un des constituants de chaque couple. La larve de *Myrmeleon* n'a conservé qu'un seul muscle dorsal.

2) Il est difficile d'homologuer les trois (ou deux) muscles antennaires des Mégaloptères à ceux des Planipennes (sauf peut-être pour le « *lev. sc.* »).

3) Les larves ne possèdent pas de muscles intrinsèques ; le cas de *Chrysopa*, s'il était confirmé, serait exceptionnel.

4) Les origines musculaires sont variables ; les muscles viennent : du crâne chez la larve de *Sialis*, où le prétentorium manque et chez l'adulte de *Chrysopa (n° 27)*. — Du prétentorium ou du bras dorsal chez les autres espèces mentionnées. Remarquons que la présence d'un bras dorsal n'entraîne pas *ipso facto* une origine sur cette formation : elle peut également se situer sur le prétentorium (imago de *Sialis*, larve d'*Osmylus*).

Innervation.

Chez les larves de Conioptérygidés et de *Chrysopa*, nous avons vu que le tronc principal antennaire innervait d'abord les soies supra-antennaires, puis les quatre muscles de l'antenne avant de pénétrer dans cette dernière. Chez la larve d'*Osmylus*, Wundt (1961) décrit un tronc commun qui émet successivement : *a*) le nerf moteur ; *b*) le nerf *(Nantsteg1)* desservant les sensilles *F* et *G*, situés en-dedans de la suture en Y et le sensille H qui est latéral à cette suture ; *c*) le nerf *(Nantsteg2)* se rendant au sensille E, médian à la suture précédente ; une ramification du nerf labral *(Nlbrmsteg)* lui est accolée. Maki (1936) indique chez *Chauliodes* (imago) le départ des nerfs moteurs du scape et du pédicelle et la division du tronc antennaire en deux branches sensorielles. Le nerf antennaire de la larve de *Corydalis* (Hammar, 1908) se divise en trois branches : la branche 1 se dirige dorso-latéralement (l'auteur ne dit rien de plus, mais nous supposons qu'elle dessert le tégument céphalique situé au-dessus de l'antenne), la branche 2 est motrice et la troisième pénètre dans l'antenne, elle est sensorielle. Nous ne connaissons rien de l'innervation de *Corydalis* (imago), *Sialis* (larve et imago), *Myrmeleon* (larve et imago) et *Chrysopa* (imago).

Source : MNHN, Paris

Les articles de l'antenne.

L'article basal de l'antenne des larves de Planipennes et de Mégaloptères peut être considéré comme le scape ; l'absence de musculature intrinsèque (nous laisserons de côté le cas douteux de la larve de *Chrysopa*) ne nous permet pas de reconnaître le pédicelle ; chez *Osmylus*, la présence d'organes chordotonaux a conduit Wundt (1961) à voir dans l'article basal un scape et un pédicelle réunis (par comparaison de ces organes chordotonaux aux organes de Johnston). Cette hypothèse peut être soutenue, mais il faut souligner sa fragilité.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE IV

LA MANDIBULE

La mandibule des larves de Planipennes est toujours conformée en stylet. La courbure de ce stylet est variable dans l'ordre : la concavité peut être soit interne (Chrysopidés, Hémérobiidés, Myrméléonidés), soit externe (Osmylidés, Conioptérygidés) ; chez les larves de Sisyridés, les stylets sont très allongés et relativement souples.

Les stylets, mandibulaire et maxillaire, d'un même côté sont coaptés et forment un appareil perforant suceur. La face ventrale de la mandibule est creusée d'une gouttière longitudinale en regard d'une autre gouttière de la face dorsale du stylet maxillaire ; ainsi, un canal conduit les tissus liquéfiés de la proie jusqu'au cibarium. Les stylets sont rendus solidaires par une coaptation longitudinale de profil très complexe (fig. 8).

L'articulation postérieure de la mandibule *(a')* est toujours bien marquée : le stylet s'appuie sur l'extrémité antérieure du bord subgénal, très sclérifié ; l'articulation antérieure est également bien différenciée chez les Osmylidés et Myrméléonidés ; elle l'est moins chez les Chrysopidés et, chez les Conioptérygidés, elle est à peu près inexistante ; il est cependant possible de la situer à l'aboutissement de la suture clypéogénale. Nous avons vu précédemment que le prognathisme des larves de Planipennes se traduit par la position perpendiculaire à l'axe de la tête que prend l'axe d'articulation de la mandibule ; cela est dû à une élongation de la portion de subgéna située en arrière de l'articulation postérieure de la mandibule. Cette dernière présente ainsi des mouvements d'adduction-abduction situés dans un plan parallèle (ou presque) à l'axe de la tête.

La musculature mandibulaire est typique (tableau V). De forts muscles adducteurs et abducteurs, d'origine crânienne, sont insérés médialement et latéralement sur la base du stylet. Rappelons la présence chez *Osmylus* et chez *Chrysopa*, de petits faisceaux musculaires mandibulaires d'origine tentoriale. Sauf chez les Conioptérygidés, où la musculature maxillaire est bien développée, il semble que la mandibule entraîne la maxille dans ses mouvements (exceptés ceux de protraction-rétraction qui sont dévolus à la maxille).

L'innervation mandibulaire a été traitée précédemment avec l'innervation maxillaire dans le chapitre consacré au système nerveux.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE V

LE SYSTÈME GLANDULAIRE MANDIBULO-MAXILLAIRE

(Tableau III)

Le système glandulaire lié aux stylets se compose de trois glandes paires. Les deux premières sont maxillaires ; la troisième a une origine plus douteuse : selon WUNDT (1961), elle serait mandibulo-maxillaire (nous laisserons de côté l'aspect histologique de la question).

a) La glande médiane du stylet maxillaire et le canal interne du stylet

Le bord interne du stylet maxillaire est parcouru sur toute sa longueur par un fin canal dont l'orifice apical n'a pu être observé (rappelons que cet orifice a été signalé chez *Osmylus* par WUNDT, 1961). L'origine de ce canal n'est pas élucidée. On peut supposer que ce canal résulte soit d'une délamination de la cuticule, soit de la fermeture d'une gouttière longitudinale externe (elle ne peut être d'origine interne car il n'y a pas de cellules épidermiques à l'intérieur du canal), la lumière du canal devant alors être tapissée d'épicuticule. Les parois du canal et le bord du stylet sont très sclérifiés et la technique utilisée ne nous a pas permis de distinguer, à ce niveau, les différentes couches cuticulaires. Proximalement, le canal débouche dans la cavité de la lame dorsale du stylet, dont l'origine est probablement semblable à celle du canal.

La glande médiane est accolée à la partie proximale du canal ; elle ne présente pas de canalicule : il semble que chaque cellule déverse sa sécrétion isolément dans le canal interne du stylet. Cette glande existe chez les Conioptérygidés, Chrysopidés, Osmylidés (WUNDT, 1961 : fig. 14 : *Gidr*) et Myrméléonidés (LOZINSKI, 1908 : fig. 7 : *c*).

b) La glande latérale du stylet maxillaire

La glande latérale est logée dans la base du stylet maxillaire. Elle présente une vaste cavité dont les parois (la paroi médiane est constituée

Source : MNHN, Paris

de grandes cellules) sont recouvertes de gouttelettes de sécrétion éosinophile. Cette cavité communique avec celle de la lame dorsale du stylet chez *Myrmeleon* et chez *Coniopteryx* ; la communication est douteuse chez *Conwentzia* ; elle n'a pas été vue chez *Semidalis*, *Chrysopa* et *Osmylus* (le cas de la larve d'*Aleuropteryx* est particulier). Chez *Chrysopa*, la zone de la lame dorsale en contact avec la glande latérale présente une cuticule plus mince et colorable en vert alors que l'ensemble de la cuticule du stylet a une teinte jaune-brun ; il est possible que cette zone soit perméable à la sécrétion de la glande latérale mais il faut signaler que nous n'avons jamais trouvé de gouttelettes de sécrétion tant dans la lumière de la lame dorsale que dans celle du canal interne du stylet (aussi bien chez *Chrysopa* que chez les autres espèces étudiées).

c) La glande « céphalique »

Absente chez *Coniopteryx*, la glande « céphalique » est logée dans la cavité céphalique (elle pénètre également dans le prothorax chez *Chrysopa*) ; un petit muscle *(cragl)* la rattache au crâne (sauf chez *Chrysopa*). De forme tubuleuse, simple ou multifide, elle présente une intima. Son débouché a une position variable : sur la membrane maxillo-mandibulaire *(Semidalis, Conwentzia* et *Osmylus)*, à l'extrémité proximale de la crête maxillaire de coaptation des stylets *(coMdMx)* chez *Chrysopa* et *Myrmeleon* (d'après des observations personnelles). L'attribution métamérique s'avère donc délicate : dans le premier cas, elle peut être mixte (c'est l'opinion de Wundt : *MdMxdr*) ; cette glande est uniquement maxillaire dans le second cas en raison de la position de son débouché et de l'innervation maxillaire de son muscle suspenseur. Ce dernier cas nous incite à attribuer la glande « céphalique » à la maxille, même lorsque le débouché de cette glande se fait sur une région mitoyenne, mandibulo-maxillaire.

Cas d'*Aleuropteryx* : la glande « céphalique », multifide, envoie dans la base du stylet maxillaire, des diverticules dont un occupe l'emplacement de la glande latérale des autres genres. Nous n'avons pu observer ni le débouché de cette glande, ni de communication entre le diverticule latéral et la cavité de la lame dorsale du stylet.

Signalons, en outre, la présence, à l'intérieur de la base du stylet mandibulaire, de cellules plus grandes que celles d'un épiderme habituel ; de telles cellules possèdent peut-être une fonction sécrétrice.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE VI

LA MAXILLE

La maxille des larves de Planipennes présente une structure particulière : c'est un stylet allongé (il est court chez les Ithonidés), rectiligne (Conioptérygidés, Dilaridés, Osmylidés), courbe (Chrysopidés, Myrméléonidés, Ascalaphidés) ou même très allongé (Sisyridés). Il est creusé d'une gouttiere dorsale face à une gouttière mandibulaire ; le stylet maxillaire est en général très mobile et s'articule au crâne par l'intermédiaire d'une pièce subdivisée. Il n'y a pas de palpe maxillaire (1).

Nous ne nous attarderons pas plus longuement sur les différences de forme que peut présenter la maxille des larves de Planipennes, seule sa valeur morphologique nous intéresse.

Historique des interprétations.

Diverses interprétations ont été données mais très peu sur des bases neuro-musculaires et, de ce fait, les opinions sont très partagées. Pour certains auteurs (Tillyard, 1923 ; Weber, 1933, 1954) le stylet correspond à la galéa ; pour d'autres (Withycombe, 1925 ; Handlinsch & Beier 1936 ; Killington, 1937 ; Berland & Grassé, 1951), c'est une lacinia ; Korn (1943) ne dit rien à ce sujet chez *Myrmeleon*. L'étude de Wundt (1961) sur *Osmylus* et ce présent travail confirment l'hypothèse que nous avions émise (Rousset, 1956) sur la nature composite du stylet maxillaire des larves de Planipennes.

A. — LES DONNÉES ANATOMIQUES CHEZ LES LARVES DE PLANIPENNES. LES HYPOTHÈSES

Il est difficile de se faire une opinion sur *Myrmeleon* car les descriptions de Meinert (1890) sont peu précises et le travail de Korn (1943) se révèle incomplet : l'examen de coupes sériées nous a montré que des

(1) Signalons à ce propos la curieuse figuration d'un palpe maxillaire chez la larve du Bérothidé : *Lomamyia latipennis* par Toschi (1964) : nous pensons qu'il s'agit d'une erreur de notation car les figures de Gurney (1947) montrent clairement que ce sont les palpes labiaux.

Source : MNHN, Paris

muscles n'avaient pas été observés ; les figures de cet auteur sont d'ailleurs peu claires et ne nous renseignent pas sur la position exacte des attaches musculaires. Nous avons repéré les muscles suivants :

— Adducteurs tentoriaux stipitaux et cardinaux (*ff'g* de MEINERT ?) ;

— Muscle stipital du stylet ;

— Muscles intrinsèques du stylet (non certain pour le proximal) ;

— Muscle crânien inséré latéralement sur le stylet ; il pourrait correspondre au muscle « *remotor maxillaris* » de KORN ;

— Muscle crânien inséré dorsalement sur le stylet (muscle « *promotor maxillaris* » de KORN ?) ;

— Muscle tentorial (tentorium postérieur) inséré sur la membrane entourant la base du stylet ; très fin, il n'a pas été vu par KORN.

Les muscles notés : *b*, *b'* et *c* par MEINERT correspondent probablement aux faisceaux crâniens.

Pour WUNDT (1961), les *M7* et *M11* de la larve d'*Osmylus* sont des muscles crâniens de la lacinia et les muscles intrinsèques, *M8* et *M9*, des *stipito-lacinalis*, *stipito-galealis* ou *stipito-palpalis*. Le muscle *M10*, en apparence régressé, serait également un muscle stipital de lobe ou du palpe. Chez *Chrysopa*, on peut facilement homologuer le muscle stipital du stylet *(stsly)* au « m.*stip.max* » de *Myrmeleon* (et peut-être au *M10* d'*Osmylus*) ; il s'agit probablement du fléchisseur stipital de la lacinia ; l'homologie des muscles intrinsèques est moins évidente et il serait hasardeux de vouloir pousser plus avant la comparaison car on connaît l'existence de fibres musculaires intrinsèques de la galéa (dans la spiritrompe des Lépidoptères). La musculature crânienne pose des problèmes fort difficiles à débrouiller. Les faisceaux s'insérant soit à l'extrémité de la lame dorsale soit à la marge dorsale du stylet peuvent aisément être rapprochés d'un fléchisseur crânien de la lacinia mais les faisceaux insérés sur le fort tendon latéral du stylet chez *Myrmeleon*, *Osmylus (M7)* et *Chrysopa (crasty3)* sont d'interprétation plus délicate.

La musculature de la maxille des Coniopérygidés est assez voisine de celle de la maxille de *Chrysopa* ; les muscles sont les suivants : intrinsèques du stylet (distal et proximal), tentorial du stylet (prétentorial et métatentorial), muscles crâniens du stylet (les faisceaux latéraux n'existent pas sauf peut-être chez *Aleuropteryx*), prétentoriaux stipitaux et cardinaux. Le muscle stipital du stylet manque ; le muscle crânio-stipital est absent sauf chez *Aleuropteryx* ; ce muscle doit cependant être mis à part car son insertion se fait, non sur le stylet mais sur la membrane d'union mandibulo-maxillaire, dorsalement ; il semble homologue au *M11* d'*Osmylus*, au *crast* de *Chrysopa* et à un faisceau non décrit par KORN chez *Myrmeleon* ; assez énigmatique en raison de son origine très antérieure sur la capsule céphalique, on pourrait le croire mandibulaire mais son innervation est bien maxillaire.

Ainsi, la musculature de la maxille des larves de Planipennes est très complexe, trop complexe pour qu'une interprétation simple soit valable. Il est évident qu'il est impossible de chercher successivement la valeur de chaque muscle : l'appendice ne peut être dissocié ; l'interprétation d'une région retentit sur celle des régions voisines ; cependant, pour la commodité de l'exposé, il est préférable de séparer les problèmes.

Source : MNHN, Paris

Le premier de ces problèmes est celui de la valeur morphologique du stylet ; les diverses interprétations possibles peuvent se résumer ainsi :

Hypothèse 1) Le stylet représente un lobe (lacinia ou galéa) ;

2) Une partie stipitale est présente dans le stylet ;

Hypothèse 2 *a*) Le stylet comporte tout le stipes (et éventuellement la lacinia, la galéa et le palpe) ; la pièce portant le stylet est le cardo subdivisé ;

Hypothèse 2 *b*) La pièce portant le stylet se compose du cardo et d'une région stipitale, le stylet étant formé d'une portion stipitale et d'un lobe, la lacinia (et peut-être également de la galéa et du palpe).

Nous anticiperons quelque peu en disant que cette dernière hypothèse (2 *b*) nous semble la plus valable.

Le second problème sera l'interprétation de la musculature d'origine crânienne du stylet (en particulier celle de *Chrysopa*).

Avec les seuls Planipennes, ces questions semblent devoir rester sans solution ; il faut étendre le champ des comparaisons à d'autres groupes d'Insectes.

B. — APERÇU DE LA MUSCULATURE MAXILLAIRE DES INSECTES EN GÉNÉRAL

Rappelons que Snodgrass (1928, 1935) reconnaît dans une maxille typique les muscles suivants :

— Deux adducteurs crâniens du cardo *(I-J)* ;

— Des adducteurs tentoriaux du cardo et du stipes *(adcd* et *adst = KLt)* ;

— Un muscle fléchisseur crânien de la lacinia *(flcc)* ;

— Un muscle fléchisseur stipital de la lacinia *(flcs)* ;

— Un muscle fléchisseur stipital de la galéa *(flga)* ;

— Deux muscles stipitaux du palpe *(O-Q)*.

C'est d'après ce cadre « classique » (tout au moins chez les Ptérygotes) qu'ont été élaborées les hypothèses précédemment exposées. Il est cependant permis de se demander si ce schéma de la musculature maxillaire est complet. Peut-être existe-t-il d'autres muscles qui seraient alors interprétés soit comme des néoformations (nous n'y croyons guère) soit comme des restes d'une musculature d'appendice plus généralisé ou moins modifié qu'une maxille, si l'on préfère.

Une revue de la musculature maxillaire chez tous les Insectes est hors de propos ; nous nous bornerons aux études ayant mis en évidence des muscles présentant des attaches inhabituelles ou ayant décrit des structures maxillaires semblables à celle des larves de Planipennes. Nous

Source : MNHN, Paris

rechercherons l'éventualité des cas suivants : présence d'un muscle tentorial de la lacinia, concordance de la division cardino-stipitale et de la division coxale, présence de muscles crâniens de la galèa et du stipes et, éventuellement, du palpe.

I) APTÉRYGOTES

Chaudonneret (1950) et Bitsch (1963), travaillant respectivement sur *Thermobia* et *Machilis*, ont donné une interprétation de la musculature ne tenant pas uniquement compte de la division en cardo et stipes, considérée comme secondaire, mais basée sur la présence de plusieurs coxas. Pour chaque coxa (ou subcoxa) on trouve les muscles suivants (en plus des muscles du télopodite) : — tergo-coxaux, sterno-coxaux, tergum-endite, coxa-endite et des muscles intercoxaux. Que les trois coxas *(s.l.)* soient présents dans la maxille n'est qu'une hypothèse, rejetée par certains qui admettent une incorporation plus ou moins prononcée de la base appendiculaire à la capsule céphalique, mais, il semble hors de doute que, d'une part, au moins deux coxas participent à la constitution de la maxille et que, d'autre part, la division cardo-stipes est secondaire et ne se superpose pas à la segmentation coxale primaire (d'ailleurs des redivisions sont fréquentes : proxi- et disticardo, basi- et dististipes). Chez *Thermobia*, selon Chaudonneret, le subcoxa englobe le cardo et une partie stipitale, le premier et le second coxa se partageant le reliquat du stipes ; chacun porte un endite (cx1 : lacinia ; cx2 : galéa). Nous sommes donc loin de l'idée de Snodgrass faisant de la lacinia et de la galéa des subdivisions d'un segment « stipital ».

Nous noterons une paire de muscles stipito-cardinaux *(I-I')* chez le Collembole *Anurida* (Denis, 1928) ; chez *Thermobia*, Chaudonneret décrit deux petits muscles intrinsèques du stipes que l'auteur interprète comme un scx-cx1 pour le proximal (remarquons qu'il n'est pas stipito-cardinal mais va au bord de la syndèse de ces deux sclérites) et comme un cx1-cx2 pour le distal. Rien d'autre n'est à signaler si ce n'est qu'une partie des adducteurs tentoriaux vient du tentorium antérieur, l'autre partie étant originaire du tentorium postérieur (1).

La maxille de *Machilis*, décrite par Bitsch (1963), présente une riche musculature ; il faut mettre en relief deux muscles inhabituels : un adducteur tentorial de la lacinia *(adla)* et un muscle crânien du stipes *(rcst)*. Cet auteur homologue (avec prudence) l'ensemble des adducteurs crâ-

(1) Nous ne sommes pas d'accord avec Matsuda (1965) au sujet du diagramme d'évolution supposée d'un appendice. Cet auteur pense que la segmentation primitive entre subcoxa et coxa est conservée, ces derniers devenant respectivement le cardo et le stipes ; celui-ci porte le télopodite ou palpe et les deux endites, lacinia et galéa. Cela semble venir d'une interprétation erronée de la musculature de *Thermobia* : Matsuda fait des muscles dsa et dsp respectivement des stipito-palpaire et stipido-cardinal ; or, Chaudonneret indique bien que ces deux muscles sont intrinsèques du stipes et sont la preuve que ce dernier provient de la réunion de deux coxas, ces muscles étant des intercoxaux : cx2-cx1, cx1-scx. Le schéma donné par Matsuda de la musculature de la maxille de *Thermobia* est donc inexact (fig. 31 A) et celui de la figure 41 ne peut être le cas primitif car il laisse apparaître la division stipito-cardinale.

Source : MNHN, Paris

niens du stipes *(rcst)* et du cardo *(rccd)* aux muscles *(rl + rm)* de *Thermobia* : ce seraient les muscles tergaux du subcoxa. Que l'un des faisceaux soit inséré sur le stipes n'indique donc qu'une différence entre ces deux Aptérygotes dans la fragmentation cardino-stipitale du subcoxa, si celui-ci existe à l'état libre, ou du premier coxa si l'on admet l'incorporation du subcoxa à la capsule céphalique. Un fait reste certain : il peut exister des muscles stipitaux d'origine crânienne (tergo-coxaux, au sens large) — en dehors du fléchisseur crânien de la lacinia. Quant à l'adducteur tentorial de la lacinia *(adla)*, il est assez énigmatique ; si nous admettons l'existence d'un tel muscle, notre hypothèse (1) semble en partie confirmée. En réalité, d'une part, ce muscle de *Machilis* peut être interprété comme un faisceau dérivé de la musculature coxo-sternale dont l'insertion se serait déplacée (l'innervation de ce muscle *adla*, proche de celle du faisceau tentorial *adast4*, semble confirmer le bien-fondé de ce rapprochement) ; d'autre part, plusieurs faisceaux allant au tentorium postérieur peuvent être comparés aux muscles *atp1-2* de *Thermobia*, ce sont sans ambiguïté des muscles stipito-tentoriaux. Ainsi, les muscles tentoriaux des lobes ou du palpe semblent ne pas exister. Signalons cependant, qu'en dehors des Aptérygotes, Berlese (1909) indique chez les Diptères Tabanides un muscle « *lacinio tentoriale* » (n° 173) que nous n'avons pas retrouvé dans les descriptions d'auteurs plus récents (par exemple Snodgrass, 1944). En outre Froelich (1964) mentionne chez *Arthroplea* (Ephémères) un muscle tentorio-lacinial (n° 13).

La nature coxale de la région portant la lacinia, la galéa et le palpe (Börner, 1909) est ainsi confirmée par les études relatives aux Aptérygotes ; mais, contrairement à ce que pensait cet auteur, la division stipito-cardinale ne se superpose pas à la division coxale (Snodgrass, 1928). L'agencement du squelette et le dispositif musculaire sont liés aux conditions fonctionnelles, très variables chez les Insectes. A partir d'un schéma hypothétique on peut dire que tous les arrangements sont possibles par concrescence, redivision et déplacements d'attaches musculaires. Ce schéma hypothétique ne peut être celui donné par Snodgrass, bien qu'il en soit relativement proche, tout au moins chez les Ptérygotes. Les termes de cardo et de stipes n'ont qu'une valeur descriptive et doivent, à notre avis, céder la place au terme de coxa (au sens large) dans les recherches d'homologie. Il y a également lieu de tenir compte du niveau de la comparaison : si l'on se borne à l'étude d'un groupe restreint (l'ordre par exemple), les homologies sont assez faciles à établir et les termes de cardo et de stipes commodes à utiliser mais si, par la suite, on étend le cadre des comparaisons, les interprétations deviennent plus délicates et il est nécessaire d'élever le niveau des critères employés, en l'occurrence d'user de la notion de division coxale.

2) PTÉRYGOTES

Les Ptérygotes fournissent bon nombre d'exemples de muscles maxillaires apparemment aberrants. Il semble que ce soit Das (1937) qui ait

Source : MNHN, Paris

décrit le premier de nouveaux muscles mais sans interprétation ; il s'agit des muscles fléchisseur crânien du palpe maxillaire *(N° 17)* et du fléchisseur crânien du stipes *(N° 18)*. Depuis la parution du travail de Das, plusieurs auteurs ont repris l'étude de ces cas intéressants. Il nous a semblé utile d'en donner un bref aperçu en raison de la similitude des problèmes posés par la musculature crânienne chez les larves de Névroptères et chez les larves des quatre ordres d'Insectes suivants : Diptères : Bibionidcs (Das, 1937 ; Pernaudin, 1961 ; Imms, 1944 et Cook, 1944, 1949) ; Lycorides (Perraudin, 1961) — Lépidoptères : *Galleria* (Das, 1937) ; *Pieris* (Eassa, 1963) et *Phthorimaea* (Randriamamonjy, 1963) — Trichoptères : *Anabolia* (Das, 1937) et *Drusus* (Fotius-Jaboulet, 1961) — Mécoptères (Das, 1937 ; Bierbrodt, 1943 et Imms, 1944).

La maxille de la larve de *Bibio* présente un cardo, un stipes portant un palpe réduit, sans musculature et une lame maxillaire, médiale au stipes ; la musculature, très simplifiée, comprend deux muscles d'origine crânienne allant à la base de la lame, l'un médialement, l'autre latéralement par l'intermédiaire d'un fort tendon. Selon Imms ce muscle latéral *(cfc)* ne va pas à la lame maxillaire (qui est la lacinia, pour cet auteur) mais sur le stipes ; nous sommes sceptique quant à la position de cette insertion car toutes les autres descriptions — tant de *Bibio* que des autres larves de Diptères — s'accordent contre l'affirmation de Imms dont nous ne tiendrons donc pas compte ; d'ailleurs, même si ce fait se révélait exact dans certains cas, il ne changerait rien au problème. Les faisceaux médians sont interprétés comme étant homologues au fléchisseur crânien de la lacinia (*flcc* de Snodgrass, *N° 12* de Das) ; les faisceaux latéraux — l'abducteur de la maxille (Perraudin : *abmx*), le fléchisseur crânien du stipes (Das : *N° 18)*, le rétracteur maxillaire (Cook) — sont interprétés par Perraudin comme étant un muscle crânien (*I* de Snodgrass) dont l'insertion, primitivement cardinale, se serait déplacée sur le stipes et finalement sur la lame maxillaire (qui comprend une région stipitale) ou, en des termes plus généraux, il s'agirait d'un muscle tergo-coxal. Il est admis qu'un muscle « puisse » déplacer ses attaches ; mais c'est, à notre connaissance, la première fois qu'une translation d'une telle amplitude est signalée.

Les larves de Trichoptères ont été examinées par Fotius-Jaboulet qui discute les diverses interprétations possibles et en particulier celles relatives au muscle crânien du palpe (Das : *N° 17)*. Fotius-Jaboulet admet un déplacement d'insertion d'un muscle crânio-cardinal mais demande confirmation à l'anatomie comparée. Matsuda (1965) admet que le muscle apparemment tergo-palpaire est en réalité un tergo-galéal et qu'il peut être homologué au muscle tergo-galéal des larves de Mécoptères (7) et au stipito-galéal (7) de la larve de *Sialis* ; ce muscle pourrait être le tergo-galéal de l'appendice primitif hypothétique mais il n'a été trouvé que dans le labium de *Thermobia* ; son absence de la maxille des Thysanoures, des ordres hémimétaboles inférieurs et des Névroptéres exclut cette possibilité. Nous ferons quelques objections à cette interprétation de Matsuda. Si nous sommes d'accord avec cet auteur pour admettre l'homologie de ce muscle au tergo-galéal des larves de Mécoptères, nous ne le sommes plus en ce qui concerne une comparaison au stipito-galéal des larves de *Sialis* ; on conçoit mal qu'un

Source : MNHN, Paris

muscle : endite-coxa déplace son origine coxale jusqu'au tergite, « sautant » à cette occasion au moins un coxa ! D'autre part nous ne comprenons pas pourquoi MATSUDA figure le muscle tergo-galéal sur son schéma de l'appendice primitif hypothétique et réfute ensuite cette hypothèse en raison de l'absence de ce muscle chez les autres Insectes. Pour nous, ce muscle n'est pas extraordinaire : puisqu'il existe un muscle tergo-lacinial (tergite-endite 1), il peut également y avoir un tergo-galéal (tergite-endite 2). Ce faisceau musculaire latéral se retrouve dans tout un groupe d'insectes : Panorpoïdes et Névroptéroïdes ; il semble lié à une structure particulière de la maxille : fusion des lobes entre eux et incorporation d'une partie stipitale, l'ensemble formant une pièce plus ou moins individualisée mue par des muscles antagonistes : médialement, le fléchisseur de la lacinia et, latéralement, le muscle en litige.

Plaçons-nous dans l'hypothèse inverse — non homologie à un tergo-galéal. Le muscle latéral peut être : *a*) soit un tergo-palpaire (fort peu probable bien que DAS ait signalé un tel muscle) ; *b*) soit un tergo-stipital. Cette dernière hypothèse nous conduit à admettre l'existence d'une aire stipitale dans la « lame maxillaire », ce qui n'est d'ailleurs pas improbable ; le muscle latéral serait alors dérivé d'un muscle tergo-coxal : tergo-stipital n° 2 de MATSUDA qui, contrairement à l'opinion de cet auteur, n'a pas seulement été décrit chez *Machilis* mais également chez *Chrysopa* par HYOT (1952 : diagonal adductor) — chez l'imago, il est vrai.

En somme, il est difficile de choisir entre cette hypothèse (b) et celle de MATSUDA faisant du muscle latéral un tergo-galéal.

Nous disposons de trois études squeletto-musculaires de la larve du Mécoptère *Panorpa* : DAS (1937), BIERBRODT (1943) et IMMS (1944). Elles sont loin de concorder tant du point de vue descriptif que de l'interprétation. La musculature maxillaire est la suivante (abréviations : D. = DAS ; B. = BIERBRODT ; I. = IMMS) :

— Un muscle tentorial (*N° 10* de D., *add sti 1* de B., non vu par I.) ;

— Muscles du palpe : deux muscles pour D. *(N° 15-16)*, un seul pour B. *(m.ext.p.)* et pour I. *(ep)*, l'autre étant considéré comme fléchisseur de la galéa *(fg)* ;

— Deux muscles crâniens (qui nous intéressent particulièrement). Pour D., l'interne est le fléchisseur crânien de la lacinia *(N° 12)* alors que le latéral est un fléchisseur crânien du stipes *(N° 18)*. Pour B., le muscle médian est un dérivé de l'adducteur tentorial du stipes qui aurait déplacé son origine sur le crâne tandis que le muscle latéral devient le promoteur de la lacinia. L'interprétation de IMMS se rapproche de celle de DAS mais il tient le muscle latéral pour un fléchisseur crânien du palpe *(cfp)*. Ces divergences d'opinion viennent probablement de la position variable selon les auteurs des attaches de ces muscles ; cette « variabilité » peut être due à des différences de techniques d'études : certains travaux étant faits par dissections, d'autres par la méthode des coupes sériées.

HINTON (1958), dans sa phylogénie des ordres panorpoïdes, voit dans la maxille un basistipes comportant le cardo et une portion stipitale et un dististipes ; ce dernier est mû par deux muscles : un fléchisseur

Source : MNHN, Paris

crânien (ou fléchisseur crânien de la lacinia) et un extenseur crânien qui est rapproché du fléchisseur crânien du stipes (1).

Chez les Lépidoptères, un muscle crânien du palpe est signalé chez les larves de *Galleria* par Das (1937), de *Pieris* par Eassa (1963) et de *Phthorimaea* par Randriamamonjy (1963) ; Matsuda (1965) rapproche ce muscle du tergo-galéal des larves de Trichoptères. Hannemann (1956) mentionne un muscle crânien du stipes *(N° 25)* chez l'adulte de *Micropteryx*.

En dehors de ces groupes, nous pouvons indiquer la présence dans la maxille des Hémiptères de deux faisceaux crâniens (Snodgrass, 1944 : *N° 32*) mais il s'agit probablement du dédoublement du fléchisseur de la lacinia.

On pourrait penser que le grand développement de la musculature crânienne est lié à la réduction du tentorium : les muscles tentoriaux auraient glissé sur le crâne. Cela peut être vrai chez les larves de Diptères mais certainement pas chez celles des Trichoptères, Lépidoptères et Mécoptères où le tentorium est en général bien développé. Nous devons donc rejeter cette idée.

Chez les Mégaloptères, Snodgrass (1928), Das (1937) et Röber (1941) donnent quelques renseignements sur la musculature ; mais, les deux derniers auteurs ne sont pas d'accord sur la position de l'insertion du muscle crânien de la lacinia ; ce qui rend illusoire tout essai d'interprétation. Nous retiendrons seulement que le *palpifer stipitalis* est une différenciation du stipes (contre l'opinion de Snodgrass selon laquelle ce palpifer est le premier article du palpe portant un petit lobe). Il semble que les Mégaloptères soient un sujet de discorde car les descriptions de deux auteurs récents, Kelsey (1954) Kramer (1955), ne concordent pas. Selon leurs descriptions, la maxille de la larve de *Corydalis* présente un cardo et une pièce libre allongée qui porte à son apex un lobe et le palpe. Le cardo possède trois muscles, un crânien et deux tentoriaux ; la pièce allongée, qui contient les muscles du palpe et le fléchisseur du lobe, reçoit à sa base un adducteur tentorial pour Kramer *(stm)*, deux muscles pour Kelsey *(N° 15 et 16)* et, médialement, un muscle crânien qui correspond sans doute au fléchisseur crânien de la lacinia. La partie médiane de cette pièce serait donc d'origine laciniale ; cela est confirmé par la citation d'un fléchisseur stipital par Kelsey *(N° 18)* et par la présence, chez l'imago, des deux lobes à l'apex de la maxille.

L'allongement et la nature complexe de cette pièce nous rappellent singulièrement les problèmes posés par les stylets des larves de Planipennes. Cette tendance à l'allongement a été depuis longtemps observée : Crampton (1923) la signale dans le stipes et les lobes chez les Mécoptères et des Névroptères ; van Emden (1932) figure à la maxille de la larve du Mégaloptère *Neuromus* un « *Stipes maxillaris* » très allongé, portant, par l'intermédiaire du « *Stipes palpiger* », le pape et un lobe, le lobe externe *(le)*.

(1) Signalons en outre la très curieuse attribution au mentum d'un muscle originaire du tentorium ; selon Hinton, il s'agirait du glissement d'un adducteur tentorial du stipes qui serait passé au service du labium. Ce changement de segment d'un muscle nous étonne beaucoup.

Source : MNHN, Paris

Il n'y a cependant pas lieu de pousser trop loin la comparaison : Mégaloptères-Planipennes ; en effet, si chez les premiers la partie libre de la maxille comporte le stipes et les formations qui s'y rattachent ; par contre, chez les Planipennes la totalité du stipes ne s'incorpore pas au stylet, une région reste liée au crâne dans la pièce subdivisée comme l'atteste la présenee d'un muscle (*sisty* de *Chrysopa*) reliant cette dernière au stylet, muscle qui peut être interprété comme un stipito-lobaire (ou stipito-palpaire). L'hypothèse selon laquelle la maxille des larves de Planipennes serait eonstituée d'un eardo subdivisé en proxi- et distieardo (comme cela se rencontre fréquemment) et d'un stylet stipito-lacinial (galéa et palpe étant soit disparus soit à rechercher à l'extrémité du stylet) ne peut être valablement soutenue (c'était l'hypothèse notée 2a). Elle nous conduirait à admettre une grande homogénéité dans la structure de la maxille de ces deux ordres d'Insectes (toute signification phylogénétique étant écartée) ; il est plus prudent d'envisager que eette tendance à l'allongement s'est réalisée indépendamment dans les deux groupes et selon des voies différentes : chez les Mégaloptères, elle intéresse tout le stipes et la lacinia ; elle est plus avancée chez les Planipennes mais ici une portion du stipes n'y participe pas (1).

C. — INTERPRÉTATION

En conclusion revenons aux hypothèses précédemment émises sur la composition squelettique de la maxille :

— Hypothèse 1 (le stylet représente un lobe). — Jusqu'à présent l'existence de muscle tentorial de la lacinia (ou de la galéa) n'est pas démontrée. L'attaehe de muscles tentoriaux sur le stylet nous eonduit à admettre une région stipitale (ou coxale) dans ce dernier.

— Hypothèse 2a (tout le stipes est incorporé au stylet). — Il est fort peu probable que le muscle nommé « stipital du stylet » ehez *Chrysopa* soit dérivé d'un muscle analogue au cardino-stipital du Collembole *Anurida* ; l'homologuer à un muscle stipito-lobaire est plus vraisemblable (comme nous l'avons dit à propos des Mégaloptères).

— Hypothèse 2b (seulement une partie stipitale est ineorporée au stylet). — C'est l'hypothèse la plus valable car elle rend moins ardue l'interprétation de la musculature et rend mieux compte des groupements d'innervation que nous avons rencontrés lors des descriptions (bien qu'il ne faille pas vouloir attribuer une trop grande valeur à ce critère d'innervation à l'intérieur du cadre de l'appendice).

(1) Kramer (1955) reconnait que l'on n'a jamais trouvé de larves de Névroptéroïdes à pièces buccales intermédiaires entre les deux groupes, bien que Withycombe (1924) tienne la larve d'*Ithone* pour très proche de celle des Mégaloptères.

Source : MNHN, Paris

Le second problème, d'ailleurs lié au précédent, concerne la musculature crânienne du stylet. Les faits rapportés à propos du groupe « panorpoïde » (de HINTON) et les interprétations, souvent contradictoires, des auteurs peuvent être ainsi résumés :

1) Le muscle latéral viendrait de la fragmentation du fléchisseur crânien de la lacinia ; le problème se résout de lui-même. Cette hypothèse est incontrôlable et somme toute fort peu probable ; nous la rejetterons.

2) Le muscle latéral serait un dérivé du muscle stipito-galéal ; c'est-à-dire : muscle endite-coxa devenant par déplacement d'attache un muscle endite-tergum ; cette hypothèse de MATSUDA n'est guère admissible.

3) Selon PERRAUDIN, le muscle latéral (*abmx* de *Bibio*) serait un adducteur crânien du cardo ayant subi un déplacement d'insertion. Nous avons émis des réserves en raison de l'importance du déplacement envisagé. Il semble cependant que le muscle latéral et des muscles crâniens typiques du cardo ne coexistent pas (même en dehors du cas de *Bibio*).

4) Le muscle latéral serait dérivé d'un adducteur tentorial du stipes (FOTIUS-JABOULET). Nous sommes en accord avec la remarque de MATSUDA : ce muscle latéral et les adducteurs tentoriaux stipitaux (et cardinaux) coexistent.

5) Hypothèse inverse : le muscle latéral est un fléchisseur de la lacinia et le muscle médian un dérivé d'un adducteur tentorial du stipes comme le suggère BIERBRODT chez la larve de *Panorpa* (*contra* IMMS, HINTON et MATSUDA). Chez la larve d'*Osmylus*, l'absence de faisceaux médians crâniens (les *M6 a-d* correspondent aux muscles *PTsty* et *MTsty* des Conioptérygidés et de *Chrysopa*) a conduit WUNDT à voir dans le muscle latéral un fléchisseur de la lacinia *(M7, M11)*.

6) Reprenons l'idée de MATSUDA (notre deuxième point) en la modifiant : le muscle latéral serait, non pas dérivé d'un stipito-galéal, mais un tergo-galéal (un tel muscle a été signalé par CHAUDONNERET dans le labium de *Thermobia*) ce qui n'est pas impossible car un autre muscle allant du tergum à un endite existe : le fléchisseur crânien de la lacinia.

7) L'existence d'un muscle tergal du stipes a été signalée à plusieurs reprises et il est très possible que le muscle latéral en soit un dérivé ; le muscle médian devient alors le fléchisseur crânien de la lacinia.

Les points 1, 2, 4 et 5 peuvent être assez facilement abandonnés, comme nous l'avons vu ; le 3 est douteux et le 6 fait intervenir un muscle problématique (tout au moins à la maxille) ; à notre avis, la dernière hypothèse semble la plus acceptable.

Le tableau VI résume les données sur la musculature et la figure 82 schématise notre interprétation de la maxille des larves de Planipennes.

La maxille des larves de Planipennes se compose :

— D'une pièce de nature coxale, subdivisée en cardo et région stipitale, elle est mue par les muscles habituels (sauf les adducteurs crâniens du cardo qui manquent) ;

— D'un stylet de nature composite :

Source : MNHN, Paris

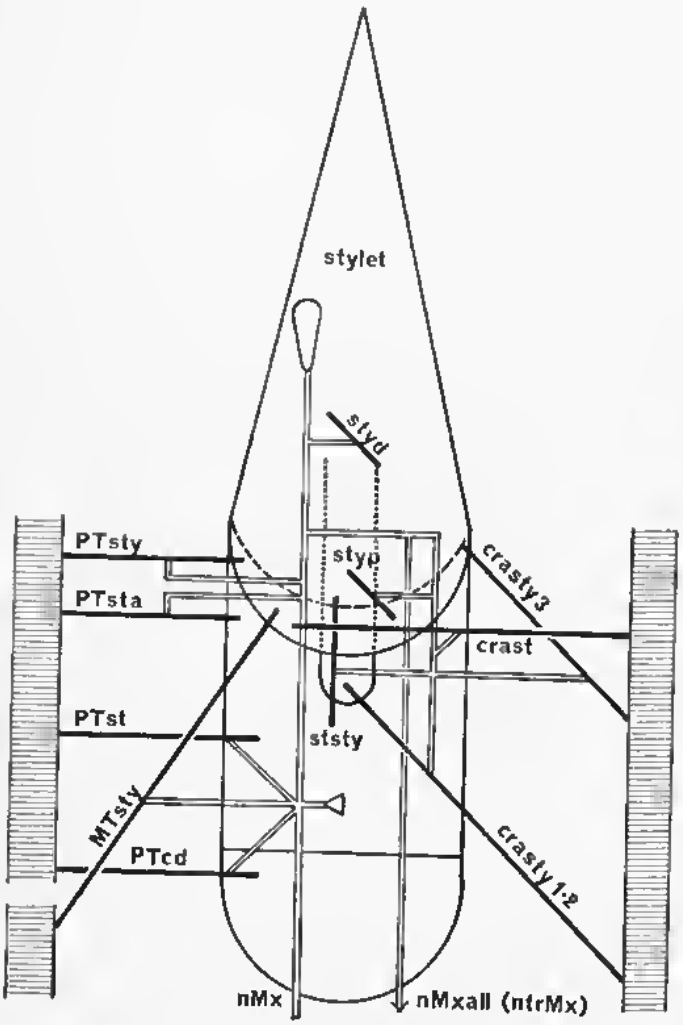


FIG. 82. — Schéma de la musculature et de l'innervation de la maxille des larves de Planipennes. La limite coxale supposée est indiquée en trait interrompu ; en hachure : à droite, la capsule céphalique (tergite), à gauche, le tentorium (aire sternale).

— Une région coxale, stipitale, est reconnue par la présence de muscles tentoriaux (muscles sterno-coxaux) et celle de faisceaux latéraux d'origine crânienne (muscles tergo-coxaux) ;

— Le reste du stylet est soit entièrement lacinial soit partiellement (les arguments relatifs à la présence de la galéa et du palpe sont discutables) ; cette région reçoit un muscle crânien (le fléchisseur de la lacinia) et un muscle coxal (sauf chez les Conioptérygidés) qui peut être interprété comme allant du coxa à un endite.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE VII

LE LABIUM

Les auteurs n'ont pas eu, jusqu'à présent, de grandes difficultés pour interpréter le labium des larves de Planipennes, mais, le cas des Conioptérygidés pose de sérieux problèmes.

A. — GÉNÉRALITÉS

On admet que le labium est fait de la fusion, sur la ligne médiane, d'une paire de secondes maxilles. Il comprend :

— Le prémentum portant les palpes et les lobes (endites), l'ensemble étant le prélabium. On considère souvent le prémentum comme homologue à un synstipes mais cette opinion est discutable. Le palpe peut être porté par un palpiger, analogue au palpifer maxillaire ;

— Le postmentum ou postlabium, séparé du prélabium par la suture labiale (*lbs* de SNODGRASS) ; il est souvent subdivisé transversalement. Les auteurs nomment mentum la subdivision distale et submentum la proximale (1).

DAS (1937) ne se prononce pas définitivement sur la nature du postlabium ; les muscles prémento-submentaux et submento-mentaux représenteraient la musculature sternale des appendices labiaux. Cette interprétation ne soulève pas de difficulté lorsque ces muscles ont une origine tentoriale car on admet que le tentorium est un dérivé sternal ; il est logique d'admettre que, lors de leur déplacement, leur attache « submen-

(1) Selon SNODGRASS, la musculature prémentale comprend deux muscles originaires du tentorium *(1adlb* et *2adlb)* et un muscle médian *(rst)* prémento-submental. DAS (1937) trouve, chez les larves d'insectes, une grande variabilité dans l'origine des muscles prémentaux : médian *(N° 19)*, latéral *(N° 20)* et dorsal *(N° 21)*, depuis le tentorium jusqu'au postmentum ; en outre, il existe un muscle *(N° 22)* submento-mental. Selon DAS, le prémentum n'est jamais subdivisé transversalement, contrairement à l'opinion de SNODGRASS qui aurait confondu le muscle médian *(rst)* avec le muscle submento-mental *(N° 22)* ; le *rst* serait un *N° 19* à origine submentale ; DAS cite le cas de *Thanatophilus* où coexistent les muscles *19* et *22*. Que SNODGRASS n'ait pas vu le muscle submento-mental *N° 22*, s'il existe, nous étonne beaucoup. Il faut remarquer le cas de la larve de *Dermestes* où l'insertion du *N° 22* se fait au milieu de la plaque mentale, position intermédiaire entre celle du *rst* et celle du *N° 22* typique. Nous ne pouvons évidemment trancher cette question ; le seul fait à retenir est la possibilité d'origine submentale de muscles prémentaux.

Source : MNHN, Paris

tale » reste sternale. Nous pensons que le postmentum comporte une aire sternale, précostale, comprise entre l'appendice labial et le sternite prothoracique ; ce domaine peut être réduit ou même virtuel mais doit théoriquement exister car on ne peut concevoir qu'un appendice s'insère sur le sternite du segment suivant. Crampton (1921) tient le mentum pour l'équivalent des cardos maxillaires et le submentum serait un dérivé sternal. Imms (1944) est plus nuancé : une partie seulement du submentum viendrait du sternite alors que pour Chaudonneret (1948, 1950) et Bitsch (1963) tout le submentum serait appendiculaire ; les restes sternaux doivent être recherchés à la face orale du « labium », près de ou dans l'hypopharynx (c'est probable mais ce ne sont certainement pas les seuls restes sternaux) ; la limite labio-prothoracique passerait alors en arrière du postlabium. Notre hypothèse se rapproche donc de l'idée de Imms ; il faut cependant dire que cette aire sternale n'apparaît pas en tant que sclérite individualisé.

B. — LE LABIUM DES LARVES DE PLANIPENNES

Wundt (1961) admet que le labium de la larve d'*Osmylus* est constitué de deux plaques : postmentum et prémentum portant les palpes ; la « ligula » est nulle et la musculature est typique (il y a un muscle postmento-prémental : *M15*).

La larve de *Myrmeleon* a été étudiée par Sundermeier (1940) pour le squelette et par Korn (1943) pour la musculature, mais sans interprétation et nous avons trouvé un muscle, non décrit par ce dernier auteur, allant de la crête « *W* » à la face dorsale du labium ; par ailleurs la nomenclature des muscles semble contradictoire ; de cette crête part, de chaque côté, un fort muscle dit « adducteur du palpe » inséré sur l'article basal renflé qui appartiendrait au palpe selon l'auteur alors que pour Crampton (1921) il s'agirait d'un palpiger ; ces « palpes » s'attachent aux angles antérieurs de la plaque triangulaire interprétée comme le mentum (1).

Le labium de la larve de *Chrysopa* est formé d'une plaque subdivisée par une ligne transversale à laquelle correspond une crête interne ; cette ligne est comparable à la suture labiale (*lbs* de Snodgrass) mais l'absence de musele ne nous permet pas d'être affirmatif. Peu indurée, cette plaque est reliée à la membrane collaire et, latéralement, à la maxille ; la partie antérieure à la suture, région que l'on peut qualifier de prémentum, porte les palpes par l'intermédiaire d'un « article basal » sur la

(1) Crampton (1921) pense que le nombre des articles du palpe labial est un caractère distinctif entre les larves de Coléoptères (2 articles) et de Névroptères (3 articles) ; or, les Conioptérygidés ne possèdent qu'un article et certains Coléoptères *(Pteronidea)* ont un palpe trisegmenté. Ainsi, en accord avec Das (1937), on peut soutenir que le nombre des articles du palpe labial n'a pas d'importance fondamentale.

Source : MNHN, Paris

marge duquel s'insère la quasi totalité de la musculature labiale. Ces palpes (au sens large), très écartés l'un de l'autre, laissent entre eux une vaste région prélabiale qui vient dorsalement en contact avec l'épipharynx, fermant ainsi la cavité cibariale. Il n'y a pas de languette comme chez les Conioptérygidés. Le débouché des glandes salivaires s'ouvre au fond d'un repli, indiquant ainsi la limite entre le prélabium et l'hypopharynx.

Chez la larve de *Sisyra* nous avons constaté la présence de glandes labiales dont le débouché se fait dorsalement comme chez *Chrysopa* ; une plaque ventrale montre une bilobation apicale, vestige des palpes ; les muscles dorso-ventraux sont présents ; il semble que l'homologue du muscle postmento-prémental *M15* d'*Osmylus* existe chez *Sisyra*.

Les larves de Conioptérygidés montrent un labium très différent. Nous avons déjà mentionné qu'*Aleuropteryx* devait être séparé des trois autres genres étudiés : *Coniopteryx*, *Semidalis* et *Conwentzia*. Les « palpes », sont insérés médio-ventralement et une « languette » impaire sépare les stylets. Le fait le plus remarquable est la présence d'une baguette médiane creuse et fortement sclérifiée partant de la base des « palpes » et libre, vers l'arrière, dans la cavité labiale ; elle reçoit des muscles tentoriaux. L'interprétation de ce labium est loin d'être évidente ; on se heurte à plusieurs difficultés : valeur de l'article basal du « palpe », de la baguette et de la languette. Fort heureusement, la musculature très riche du labium des Coniopterygidés et l'anatomie comparée nous viendront en aide.

1) VALEUR DE L'ARTICLE BASAL

Nous avons vu que Korn fait de l'article basal de *Myrmeleon* un article du palpe alors que pour Crampton il s'agit d'un palpiger. Wundt ne mentionne pas le terme de palpiger mais signale un sclérite prémental *(dr Prlab skl)* qui, selon nous, pourrait lui correspondre.

On retrouve chez *Chrysopa* ce sclérite sur l'article basal ; il commence ventralement au niveau de l'attache des muscles *dplp* et *2s*, tourne latéralement (attaches des muscles *prmlTp* et *lplp*) et se termine dorsalement.

Chez les Conioptérygidés la musculature comprend : deux muscles tentoriaux *(prmlTa* et *prmlTp)* et un muscle allant sur la baguette *(b4)* ; existent en outre les muscles *dplp* et *lplp*. Chez *Aleuropteryx*, le muscle originaire de la partie moyenne de l'article basal *(b4b)* nous incite à voir en ce dernier un véritable article du palpe (sa forme également). En suivant cette hypothèse, essayons d'interpréter la musculature. Les muscles notés *dplp* et *lplp* chez *Coniopteryx*, *Semidalis* et *Conwentzia* deviennent intrinsèques au palpe (entre premier et second article) tandis que le muscle *b4a* de *Conwentzia* et d'*Aleuropteryx* traversent le premier article sans s'y insérer. Jusque là aucune difficulté n'apparaît. Mais la présence des muscles *prmlTa* et *prmlTp*, allant de la base de cet article au tentorium, crée une difficulté. Nous ne connaissons pas d'exemple de

Source : MNHN, Paris

muscles reliant le palpe au tentorium (*cf. infra* : Mécoptères). L'objection reste valable chez *Chrysopa* où seul le muscle postérieur *(prmtTp)* subsiste. L'autre terme de l'alternative — l'article basal est un palpiger — lève cette difficulté. Le palpiger étant une différenciation du prélabium, ces muscles deviennent, *ipso facto*, des prémento-tentoriaux (*1adlb* et *2adlb* de SNODGRASS) et les *dplp* et *lplp* les muscles typiques du palpe. Le palpiger d'*Aleuropteryx* est simplement très allongé et ce cas n'est pas unique chez les insectes (par exemple : Mécoptères, CRAMPTON, 1925). Les muscles *b4a* et *b4b* de *Conwentzia* peuvent indiquer que le muscle élévateur du palpe ne serait pas uniquement représenté par le petit faisceau noté *lplp* mais que, primitivement, ses fibres traverseraient le palpiger sans s'y attacher. Par contre, l'absence de musculature tentoriale dans le labium de *Myrmeleon* pourrait nous autoriser à suivre l'idée de KORN : l'article basal appartient au palpe, il est mû par un « adducteur du palpe » *(addpa.lab.)* venant de la cloison « *W* » mentale selon l'auteur ; cette interprétation est critiquable :

— D'une part cette cloison « *W* » n'est pas mentale mais prémentale comme nous le verrons plus loin ;

— D'autre part on ne connaît pas de muscles moteurs des palpes venant du mentum, tous viennent du prémentum.

Pour nous, ce muscle est comparable au *b4* des Conioptérygidés et l'article basal volumineux de *Myrmeleon* est un palpiger. Il faut donc attendre une étude plus complète de cette larve.

Les imagos ne nous renseignent guère et nous sommes fort déconcerté en comparant les descriptions de *Chrysopa plorabunda* par MILLER (1934) et de *Chrysopa californica* par HOYT (1952) : ces deux espèces présenteraient une musculature labiale différente. Nous mentionnerons seulement que le muscle abducteur du palpe de *C. californica* s'attache sur la pointe du sclérite prémental proximal, rappelant ainsi la condition présentée par le muscle « *add.pa.lab.* » de *Myrmeleon*.

Il semble donc que les larves de Planipennes possèdent un palpe labial souvent multiarticulé, parfois uniarticulé (Conioptérygidés) porté par un palpiger (en raison de la présence d'une musculature tentoriale).

2) VALEUR DE LA BAGUETTE

Bien développée chez les Conioptéryginés, moins chez *Aleuropteryx*, la baguette, très sclérifiée et creuse, s'attache ventralement entre les palpigers. De son extrémité postérieure, libre dans la cavité labiale, partent deux cordons cellulaires passant ventralement puis de chaque côté de la masse sous-œsophagienne ; ils se terminent dans le prothorax. On est tenté de les considérer comme des vestiges de canaux de glandes labiales mais nous n'avons vu aucune lumière axiale dans les tractus. La première hypothèse possible est de faire de cette baguette le canal impair des glandes labiales ; la languette serait alors entièrement hypopharyngienne ; essayons d'interpréter la musculature. Typiquement les muscles dits « salivaires » ont une origine hypopharyngienne pour les dorsaux *(1s)* et prémentale pour les ventraux *(2s, 3s)* ; le muscle *b1*

Source : MNHN, Paris

allant de la base de la baguette à l'hypopharynx chez *Coniopteryx* devient le muscle dorsal *(1s)* mais l'interprétation du muscle *b4* qui va au prélabium (ou même chez *Conwentzia* et *Aleuropteryx* jusqu'au palpe) et des muscles *b3* et *b5* d'origine tentoriale est délicate. Il est impossible de les homologuer à des muscles « salivaires ». A l'inverse, si l'on considère que la baguette n'a rien à voir avec les glandes labiales, la musculature est d'interprétation plus aisée : elle est prémentale ; la languette est une ligula et le muscle *b1* devient homologue aux *2s-3s* ; le débouché du canal impair se situe théoriquement au niveau de l'attache dorsale de ces muscles (c'est la condition présentée par *Chrysopa* et *Osmylus*). Mais cette hypothèse ne nous satisfait pas pleinement et ne résout pas la question de la valeur de la baguette.

Il est admis, du point de vue descriptif, que le débouché du canal impair des glandes « salivaires » se trouve entre l'hypopharynx et la paroi dorsale du prélabium (respectivement le plafond et le plancher du recessus salivaire). En réalité l'hypopharynx possède une aire labiale (sternale) ; de part et d'autre de ce débouché nous sommes toujours dans le segment labial.

Les glandes labiales sont d'origine coxale et ne pourrait-on pas envisager la possibilité suivante : le conduit des glandes labiales peut s'ouvrir ailleurs qu'à la face dorsale prélabiale et laisser écouler sa sécrétion dans un autre endroit que dans le « salivarium » (qui n'en serait plus un) par exemple dans la fissure intercoxale ? Ce n'est pas là une simple vue de l'esprit : on peut citer le cas des Diploures (Bitsch, 1952) où les glandes labiales débouchent « ventralement dans le sillon séparant les coxas » et également les cas présentés par les Protoures (François, 1959) et les Collemboles (Hoffmann, 1908). Les larves de Mécoptères présentent également une condition intéressante ; d'après Bierrbrodt (1943), Heddergott (1938) et Applegarth (1939), le canal impair est fortement sclérifié et s'ouvre ventralement entre les palpigers (au sens large : nous laisserons de côté la discussion sur la « mécaglossa » ; nous renvoyons à ces auteurs). La pompe salivaire est mue par un muscle dorsal hypopharyngien et par une portion du muscle tentorial labial allant sur la paroi ventrale et la marge postéro-ventrale de cette pompe ; l'autre partie (« *extensor palpi labialis* » de Heddergott), plus latérale, va « immédiatement à côté de la pompe salivaire sur la paroi de la base ventrale du palpe » ; mais il ne s'agit peut-être pas d'une région palpaire : ne pourrait-on pas penser à une portion invaginée du tégument prélabial car on ne connaît pas de muscles tentoriaux au palpe ; ce serait alors un rétracteur prémental. Nous ne pouvons évidemment pas nous prononcer, n'ayant vu les Mécoptères qu'à travers les auteurs mais il nous faut souligner, une fois de plus, la similitude des problèmes posés par les Mécoptères et les Névroptères, en particulier chez les Conioptérygidés où le dispositif squeletto-musculaire labial est comparable, bien que plus complexe.

L'exemple des Mécoptères nous permet d'envisager, chez les Conioptérygidés, la possibilité d'une migration des muscles prémento-tentoriaux sur la baguette sclérifiée ou encore d'une extension d'une portion de territoire prémental ayant entraîné les attaches musculaires.

On peut rapprocher cette baguette des Conioptérygidés de la cloison

Source : MNHN, Paris

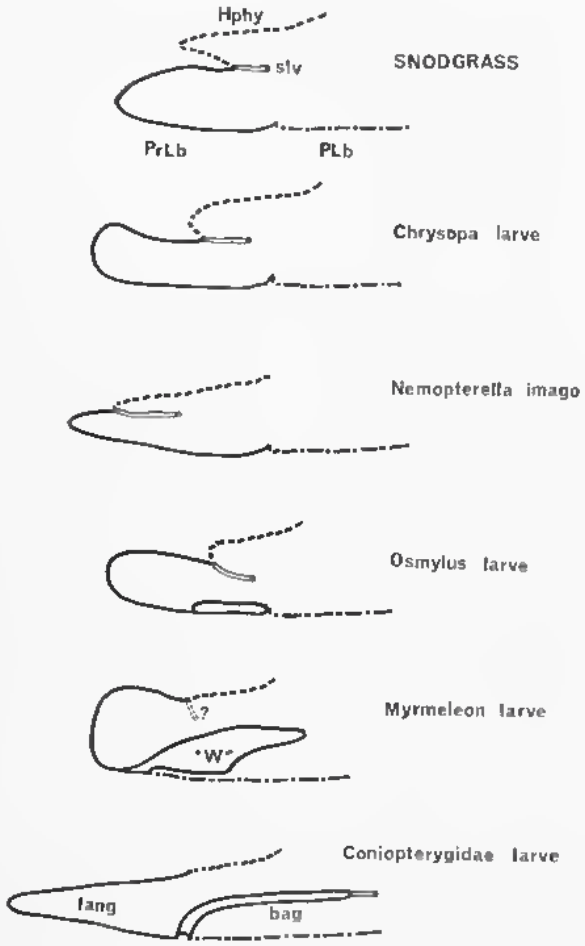


FIG. 83. — Coupes sagittales schématiques du labium et des réglons hypopharyngiennes (explications dans le texte).

« *W* » des larves de *Myrmeleon* qui serait, selon KORN, une dépendance du « mentum ». Or, un examen de cette cloison sur coupes sériées montre qu'en réalité, elle n'est reliée au labium que par son extrémité distale ; vers l'arrière elle est simplement accolée à la plaque dite « mentale » ; sa section transverse à ce niveau prend la forme d'un T renversé ; proximalement elle se libère complètement dans la cavité labiale.

Chez *Osmylus*, WUNDT signale une crête interne médiane sur la face ventrale du prémentum ; elle se termine avant l'insertion du muscle *M15*. Quant au labium de *Chrysopa*, nous avons vu qu'il ne présentait aucune crête longitudinale ; il semble qu'il en soit de même chez *Sisyra*.

Il existerait ainsi une série (fig. 83) partant d'un prémentum typique à paroi unie et à palpes (et palpigers) écartés l'un de l'autre *(Chrysopa)* ; les palpes se rapprochent et il se forme un plissement prémental médian chez *Osmylus* ; le processus s'accentue chez *Myrmeleon*, bien que les palpigers ne soient pas contigus ; il apparaît une invagination prémentale

Source : MNHN, Paris

importante qui atteint son maximum de développement chez les Conioptéryginés, *Aleuropteryx* présentant une condition intermédiaire. Remarquons qu'il ne faut pas attacher à ces faits de valeur phylogénétique mais y voir, d'un point de vue descriptif, les termes possibles, fort utiles en anatomie comparée, d'une série qui, dans le cas présent, conduit au rapprochement des palpes, à la formation de palpigers bien différenciés et à l'enfoncement du prémentum sur la ligne médiane ; ces trois processus ne coexistant d'ailleurs pas obligatoirement ; ils ne sont pas liés à la position de l'orifice salivaire bien qu'en certains cas cette invagination puisse se faire à son niveau, entraînant alors une partie de la musculature.

Ainsi, la baguette sclérifiée des Conioptérygidés a une double origine : canal des glandes labiales et région prémentale invaginée.

3) LA LANGUETTE

La fermeture antérieure de l'atrium buccal se fait par le rapprochement de l'épipharynx et de la paroi dorsale prélabiale, représentée chez *Osmylus* par le sclérite « *trpfSkl* » (Wundt, 1961) ; il n'y a pas de languette allongée chez les Osmylidés, Myrméléonidés et Osmylidés mais elle existe chez les Conioptérygidés. Il semble que ce soit le seul cas connu chez les larves de Planipennes alors que le fait paraît très fréquent chez les imagos. Cette expansion antérieure est souvent courte et large : *Plega signata* (Ferris, 1940), *Chrysopa californica* (Hoyt, 1952) ; elle est bilobée chez *Chrysopa plorabunda* (Miller, 1934), *Wesmaelius quadrifasciatus* (Killington, 1937), *Myrmeleon europaeus* (Korn, 1943) ; elle est allongée chez les Némoptéridés : *Nemopterella* (Acker, 1958) avec des formes de transition : *Sternorrhachus walkeri* (Hoyt, 1952 et Acker, 1958). Chez tous, il s'agit d'une ligula accolée à l'hypopharynx, l'ouverture du canal salivaire étant subapicale dorsale. La languette des larves de Conioptérygidés, bien que ne présentant pas d'orifice salivaire sur sa face dorsale peut être comparée au dispositif imaginal : la portion hypopharyngienne serait représentée par le sclérite dorsal proximal (environ un tiers à un quart de la longueur de la languette, selon les genres), le reste étant prélabial, sans que l'on puisse dire s'il s'agit des glosses, des paraglosses ou des deux paires de lobes réunis, en raison de l'absence de musculature.

4) LIMITE POSTÉRIEURE DU LABIUM

Nous avons vu, dans le chapitre consacré à la capsule céphalique que, dans les têtes prognathes, la fermeture ventrale du foramen occipital peut se faire selon plusieurs modes. Lorsque les métatentorinas sont postérieurs, l'occlusion est assurée par le postmentum ; si leur position est plus antérieure, il se forme une gula qui peut devenir virtuelle (tout au moins dans sa région moyenne).

Source : MNHN, Paris

Chez les Osmylidés, Chrysopidés et Conioptérygidés, le postlabium est relié au prothorax par une aire membraneuse plissée. La limite est indiquée, chez les Conioptérygidés, par l'attache du muscle prémental dorsal *(prmtd)* dont les fibres peuvent être en continuité avec celles d'un muscle longitudinal ventral prothoracique. Nous avons admis la présence d'une précosta sternale entre l'appendice labial et le sternite prothoracique ; ainsi, le muscle prémental dorsal s'interprète facilement : il serait homologue au muscle *2adlb* de SNODGRASS dont l'origine tentoriale se serait déplacée médialement, tout en restant sur une aire sternale.

En conclusion, le labium des Conioptérygidés se compose d'une plaque ventrale postlabiale (l'aire précostale sternale, non individualisée, est repérée par l'attache du muscle prémental dorsal, homologue au *2adlb* de SNODGRASS) et d'un prélabium de forme complexe. Les palpigers sont bien développés, surtout chez *Aleuropteryx* et sont rapprochés de la ligne médiane ; entre eux, débouche la lumière d'une formation endosquelettique : la baguette sclérifiée, pouvant être considérée comme le conduit impair des glandes labiales partiellement envahi par des portions prélabiales invaginées, ainsi que l'attestent les attaches des muscles allant soit au métatentorium (*b3* et *b5*, homologues au *1adlb* de SNODGRASS), soit au palpe (*b4a* et *b4b* + *lplp*, homologues au *lplp* de SNODGRASS), soit à l'hypopharynx (*b1*, homologue au *1s* de SNODGRASS) ; le muscle *b4b* peut également s'interpréter comme un dilatateur ventral du salivarium (*2s*, *3s* de SNODGRASS). Le prémentum forme un large repli au-dessus des palpigers ; il donne insertion antérieurement au muscle prémento-tentorial antérieur (*prmtTa* = *1adlb* de SNODGRASS) que l'on peut rapprocher des muscles *b3* et *b5* ; postérieurement sur le prémentum, s'insère le muscle prémento-tentorial postérieur *(prmtTp)* qu'il est possible d'homologuer au *2adlb* de SNODGRASS (comme le prémental dorsal, *prmtd*). Le palpe, uniarticulé, est mû par les deux muscles habituels, *dplp* et *lplp*. La languette a une origine mixte : hypopharynx (en partie) et lobes réunis (une ou deux paires ?).

Le labium de la larve de *Chrysopa*, de structure plus simple, est constitué d'un postlabium séparé d'un prélabium par une suture mais l'absence de muscles prémento-submentaux laisse subsister un doute. Les palpigers sont écartés l'un de l'autre ; les muscles du palpe sont typiques. Un muscle prémento-tentorial à insertion latérale peut être comparé au muscle *prmtTp* des Conioptérygidés (= *2adlb*). Le muscle dorso-ventral de *Chrysopa* existe chez *Myrmeleon* (non noté par KORN, 1943) il serait à rapprocher du muscle *b2* de *Conwentzia* et du muscle « *dorso-ventralis labialis* » de *Sialis* (RÖBER, 1941) ; il s'agit peut-être d'un dérivé des muscles ventraux du salivarium *(2s, 3s)* ; il faudrait alors admettre un changement d'orientation de ce muscle chez les Conioptérygidés, changement probablement lié à la position ventrale du débouché des glandes labiales.

Source : MNHN, Paris

CONCLUSIONS ET RÉSUMÉ

L'anatomie céphalique des larves de quatre espèces de Conioptérygidés (*Coniopteryx pygmaea* End., *Semidalis aleurodiformis* (Steph.), *Conwentzia psociformis* (Curt.), et *Aleuropteryx loewi* Klap.) et de la larve de *Chrysopa* fait l'objet de cette étude. Les discussions et les interprétations font appel aux travaux antérieurs sur les larves de Névroptéroïdes et de Mécoptéroïdes ; les études relatives à des groupes plus éloignés (Aptérygotes) nous ont permis une plus large comparaison.

1) La tête des larves décrites est prognathe mais sans développement d'aires gulaires ou de pont hypostomien ; une portion de la subgéna s'est allongée et a reporté vers l'avant l'articulation postérieure de la mandibule ; les mouvements de cette dernière se font ainsi dans un plan parallèle à l'axe de la tête.

2) Le clypéo-labre recouvre les stylets totalement (Conioptéryginés) ou partiellement (Aleuroptéryginés). Il est libre distalement ; des expansions latérales et médiane (épipharyngienne) délimitent deux canaux où se logent les stylets ; la fermeture est parfaite ventralement par une languette membraneuse. Vers l'arrière, le clypéus, non distinct du labre, est incorporé à la capsule céphalique ; les prétentorinas sont postérieurs chez les Conioptérygidés. Une suture (clypéo-génale) sépare le clypéus des aires portant les antennes ; elle est interprétée comme résultant de l'étirement d'une aire d'origine subgénale : l'aire paraclypéale ou paraclypéus ; cette suture composite présente donc un domaine mandibulaire laminé ; elle porte l'articulation antérieure de la mandibule. Chez *Aleuropteryx* une expansion génale recouvrant la base des stylets s'accole au clypéo-labre et à l'épipharynx ; une « cloison » dorso-ventrale se situe à l'emplacement d'un phragme paraclypéal. Chez *Chrysopa*, *Osmylus*, *Myrmeleon* et d'autres larves de Planipennes, un bourrelet borde ventralement l'antenne ; il a été comparé au contrefort postantennaire des larves de Diptères. La position antérieure de l'antenne et l'incorporation du clypéus ont comprimé et étiré les aires tritocérébrales (clypéus et aire circumantennaire) et mandibulaire (aire subgénale, y compris le paraclypéus).

3) Il n'y a ni sutures frontales ni suture coronale mais, chez *Chrysopa* et *Osmylus*, existe une ligne ecdysiale en Y ; ses rapports avec les sutures précitées sont discutés.

4) Les soies supra-antennaires sont desservies par le nerf antennaire et celles situées plus en arrière chez *Chrysopa* et *Osmylus* ont une innervation cérébrale (sans que nous ayons pu préciser le neuromère origine).

Source : MNHN, Paris

5) Les régions postérieures de la capsule céphalique, réduites chez les Conioptérygidés, sont très étendues chez les Chrysopidès et Osmylidés, en raison du grand développement des attaches musculaires mandibulaires. Les Conioptérygidés ne présentent pas de phragme postoccipital mais, de chaque côté, un bourrelet sclérifié partant des métatentorinas ; il reçoit des muscles mandibulaires, maxillaires et longitudinaux dorsaux. Chez *Chrysopa* et *Osmylus* il y a un phragme très développé ; une portion de la membrane collaire dorsale s'accole à la paroi céphalique jusqu'au niveau de sclérifications considérées comme occipitales (la soudure n'est pas complète chez les larves de *Myrmeleon*). Ce dispositif, renforçant l'efficacité des muscles moteurs de la tête, est probablement lié au mode de vie prédateur des larves.

6) Les nerfs jugulaires desservent la musculature longitudinale dorsale et les soies céphaliques postérieures. Ces nerfs, assimilables à des intercalaires décrits chez d'autres insectes, contiennent des fibres originaires de deux neuromères (labial et prothoracique) mais nous ne pouvons pas préciser la part que prend chaque neuromère dans l'innervation des effecteurs ; les muscles longitudinaux dorsaux peuvent être entièrement prothoraciques ou contenir une portion labiale (le postocciput serait alors labial).

7) Un processus tentorial postérieur reliant, chez *Chrysopa*, le métatentorium au tégument ventral est comparé au tentorium collaire décrit chez de nombreux insectes : c'est un reste d'endophragme labio-prothoracique qui peut s'accoler au tentorium comme l'atteste l'attache tentoriale de muscles longitudinaux ventraux (à moins que ces muscles soient considérés comme intersegmentaires, labio-prothoraciques).

8) Le tentorium est typique. Les métatentorias sont presque nuls chez les Conioptérygidés ; chez *Chrysopa* existe un bras dorsal recevant la musculature antennaire et deux petits faisceaux musculaires mandibulaires.

9) Le système nerveux est condensé ; il est logé en grande partie dans le prothorax chez les Conioptérygidés. Il présente un mélange de caractères primitifs et de caractères plus évolués : la position ventrale des corps allates chez les Conioptérygidés, la présence d'un *nervus connectivus* chez *Chrysopa* et *Osmylus* sont des caractères primitifs ; par contre la réunion des corps cardiaques, la fusion partielle des nerfs paracardiaques (Conioptérygidés), la présence d'un ganglion hypocérébral et de deux nerfs œsophagiens chez toutes les larves étudiées et l'absence de *nervus connectivus* chez les Conioptérygidés sont des caractères plus évolués.

10) L'innervation des muscles dilatateurs ventraux du cibarium et du pharynx se fait selon plusieurs modalités : de la commissure sous-œsophagienne, des cruras, du nerf récurrent ou du cerveau ; cette hétérogénéité d'innervation n'est qu'apparente : elle traduit la présence d'un

Source : MNHN, Paris

réseau nerveux péristomodéal dont l'anneau oral est l'élément le plus constant; il est très ancien et non métamérisé mais des éléments métamériques (musculaires et nerveux) se sont joints à lui secondairement.

11) Le nerf mandibulaire présente sur son trajet un renflement (ganglionnaire ?). Il s'anastomose avec le nerf maxillaire. Ce fait a été observé chez d'autres insectes, non seulement à la mandibule, mais également à la maxille et au labium. On peut admettre, de chaque côté, l'existence d'une série continue d'anastomoses et de « ganglions » (directement liés aux appendices) depuis le labium jusqu'à la mandibule (ou même, si l'on accepte les données de certains auteurs, jusqu'au nerf labral et au nerf antennaire).

12) Les stylets mandibulaires et maxillaires sont coaptés, de chaque côté, formant un dispositif perforant suceur. La pointe du stylet maxillaire est arrondie chez *Chrysopa* et *Osmylus*, elle est acérée et munie de trois dents récurrentes chez les Conioptérygidés. Le canal alimentaire, ménagé entre la face dorsale du stylet maxillaire et la face ventrale de la mandibule, s'ouvre dans la cavité cibariale. Cette cavité, mue par de puissants muscles dilatateurs, est close en avant par l'accolement de la languette (Conioptérygidés) ou du repli prélabial *(Chrysopa)* à l'épipharynx. Le cibarium s'ouvre dans le pharynx. Un prépharynx, peu développé, existe chez les Conioptérygidés.

13) Le stylet mandibulaire est mû par deux groupes antagonistes de faisceaux musculaires ; un adducteur tentorial est présent chez *Chrysopa*, *Osmylus* et probablement chez *Myrmeleon*. L'articulation postérieure de la mandibule est toujours très forte : le stylet s'appuie sur l'extrémité antérieure du cadre oral sclérifié (subgéna) ; l'articulation antérieure, bien marquée chez *Osmylus*, moins chez *Chrysopa*, se fait avec le bourrelet circumantennaire. Chez les Conioptérygidés, il n'y a pas de différenciation articulaire ; il est néanmoins possible de situer cette articulation au niveau de l'aboutissement de la suture clypéo-génale.

14) La maxille est composée d'une pièce basale subdivisée et articulée au cadre oral, près des métatentorinas et d'un stylet. La musculature s'oppose à une conception purement lobaire du stylet maxillaire. La présence d'une musculature tentoriale nous conduit à admettre l'existence d'une région coxale (stipitale) dans le stylet. Les larves de Planipennes présentent deux groupes de faisceaux crâniens du stylet, un latéral (sauf chez les Conioptérygidés) un autre dorsal et plus médian. Une étude comparative nous montre que cette dualité musculaire se retrouve chez les Mécoptères, Diptères, Trichoptères et Lépidoptères. La plus probable des diverses interprétations émises est celle qui admet l'existence d'un muscle crânien du stipes (muscle tergo-coxal), le muscle médian correspondant alors au fléchisseur crânien de la lacinia. La maxille des larves de Planipennes se compose donc : 1) d'une pièce basale, coxale, subdivisée en cardo et région stipitale ; 2) d'un stylet comportant à sa base une région stipitale incorporée (muscles adducteur tentorial et crânien du stipes) et une région lobaire, au moins laciniale (les arguments relatifs à la présence de la galéa et du palpe sont peu probants).

Source : MNHN, Paris

15) Le labium des Coniopterygidés comporte une plaque ventrale postlabiale et un prélabium de forme complexe. (Nous admettons l'existence d'une aire précostale sternale entre le labium — appendices du segment labial — et le sternite prothoracique). Les palpes sont uniarticulés ; il y a un palpiger (musculature tentoriale) ; la baguette sclérifiée correspond au canal des glandes labiales partiellement envahi par une invagination prémentale ; la languette, insinuée entre les stylets, est mixte : labiale (lobes) et hypopharyngienne (un débouché ventral des glandes labiales a également été signalé chez la larve de *Panorpa*). Le labium des Coniopterygidés semble entièrement différent de celui des autres Planipennes ; en réalité, une sériation existe : le prémentum est typique chez *Chrysopa* ; un plissement longitudinal médian se dessine chez *Osmylus* ; le processus s'accentue chez *Myrmeleon* (crête) et chez les Coniopterygidés la baguette sclérifiée est libre à son extrémité postérieure.

16) Les Coniopterygidés paraissent plus évolués que les autres Planipennes en raison de la réduction de la nervulation. Cette évolution apparaît également chez les larves par : l'absence de *nervus connectivus*, la fusion partielle des nerfs paracardiaques (la position ventrale des corps allates semble primitive mais leur fusion indique une évolution), l'incorporation du clypéus à la capsule céphalique (et la présence d'une suture clypéo-génale) et la structure du labium ; cependant le labre conserve une forme typique. Les divisions systématiques de la famille sont confirmées par la morphologie céphalique des larves ; les Aleuropteryginés paraissent plus évolués que les Coniopteryginés.

17) Bien que la « déviation larvaire » soit importante, l'anatomie comparée, par la similitude des problèmes posés, confirme les liens de parenté existant entre les Névroptéroïdes et les Mécoptéroïdes.

CONCLUSIONS AND ABSTRACT

The present work comprises a detailed study of the cephalic morphology of four species of larvae of Coniopterygidae (*Coniopteryx pygmaea* End., *Semidalis aleurodiformis* (Steph.), *Conwentzia psociformis* (Curt.) and *Aleuropteryx loewi* Klap.) and of the larva of *Chrysopa*. Previous works about the larvae of nevropteroid and mecopteroid Insects have been refered to the discussion and interpretations ; studies on more distant groups (Apterygot fnsects) have permitted us a wider comparison.

1) The head of the described larvae is prognathous but this prognathism is not due to the development of a gula or of a hypostomal bridge ; a part of the subgena has lengthened and has pushed forward the posterior articulation of the mandible which moves in a plane parallel with the axis of the head.

Source : MNHN, Paris

2) The clypeo-labral region covers the stylets entirely (Coniopteryginae) or partly (Aleuropteryginae). It is free at the apex ; the stylets (mandibular and maxillar), on each side, are situated in a canal made by lateral and median (epipharyngeal) growths ; a membranous tongue closes it perfectly on the ventral side. Backward, the clypeus, which is not distinct from the labrum, is incorporated with the cephalic capsule ; the anterior tentorial pits are posterior in Coniopterygidae. A suture (clypeo-genal) separates the clypeus from the area bearing the antenna, on each side ; this suture is interpreted as the result of the stretching of a subgenal area : the paraclypeal area or paraclypeus ; so, this composite suture presents a laminated mandibular region ; it bears the anterior articulation of the mandible. In *Aleuropteryx*, a genal growth covers the base of the stylets and joins the clypeo-labrum and the epipharynx. A dorso-ventral "partition" is found in the place of a paraclypeal phragma. In *Chrysopa*, *Osmylus*, *Myrmeleon* and other larvae of Planipennia, a pad runs along the ventral side of the antenna ; it has been compared with the postantennal buttress of the larvae of Diptera. The anterior position of the antenna and the incorporation of the clypeus have compressed and strechted the tritocerebral (clypeus and circum-antennal area) and mandibular (subgenal area, including the paraclypeus) areas.

3) There are neither frontal sutures nor coronal suture ; but, in *Chrysopa* and *Osmylus*, an Y-shaped, ecdysial line exists ; his reports with the suture mentioned above are discussed.

4) The supra-antennal setae are innervated by the antennal nerve and those, which are further back in *Chrysopa* and *Osmylus*, have a cerebral innervation (without our being able to say precisely which is the neuromer origin).

5) The posterior regions of the cephalic capsule, reduced in the Coniopterygidae are more developed in the Chrysopidae and Osmylidae, because of the great development of the mandibular muscular attachments. The Coniopterygidae have no postoccipital phragma but, on each side, a sclerotic pad starting from the posterior tentorial pit, it gives attachment to the mandibular, maxillar and longitudinal dorsal muscles. In *Chrysopa* and *Osmylus*, there is a much developed phragma ; a part of the dorsal cervical membrane joins with the cephalic tegument as far as the sclerotizations which can be considered to be occipital (the union is not complete in *Myrmeleon*). This arrangement, which gives more efficiency to the muscles, is probably related to the depredator mode of life of the larvae.

6) The jugular nerves innerve the longitudinal dorsal musculature and the posterior cephalic setae. These nerves, similar to intercalar nerves, described among other insects, include fibers from two neuromers (labial and prothoracic) but we cannot say exactly what part each neuromer plays in the innervation of the effectors ; the longitudinal dorsal muscles may be entirely prothoracic or possess a labial part (thus, the postocciput would be labial).

Source : MNHN, Paris

7) A posterior tentorial processus, joining the metatentorium to the ventral tegument, in *Chrysopa*, is compared to the « tentorium collaire » described in many insects : it is a remnant of a labio-prothoracic endophragma which can join the tentorium as shown in the tentorial attachments of longitudinal ventral muscles (unless these muscles are intersegmental, labio-prothoracic).

8) The tentorium is typical. The metatentoria are almost inexistent in the Coniopterygidae. In *Chrysopa*, there is a dorsal arm which gives attachment to the antennal musculature and to small mandibular muscles.

9) The nervous system is condensed ; it is situated almost entirely in the prothorax in Coniopterygidae. It shows a mingle of primitive and more evolved characters : the ventral position of *corpus allatum* in Coniopterygidae, the presence of a *nervus connectivus* in *Chrysopa* and *Osmylus* are primitive characters ; on the contrary, the junction of *corpus cardiacum*, the partial union of the paracardiac nerves (Coniopterygidae), the presence of a hypocerebral ganglion and of two oesophageal nerves in all the larvae which have been studied, the absence of *nervus connectivus* in Coniopterygidae are more evolved characters.

10) The innervation of the ventral dilatator muscles of the cibarium and pharynx comes from the suboesophageal commissure *(3K)*, from the circum oesophageal connectives, from the recurrent nerve or from the brain ; this heterogeneity of the innervation is only apparent : it indicates the presence of a peristomodeal nervus plexus, the oral ring of which is the most constant part ; it is ancient and not metamerised, but metameric elements (muscular and nervous) have joined to this primitive system.

11) The mandibular nerve shows, in its course, an enlargement (ganglionnar ?) It is anastomotic with the maxillar nerve. This has been observed in other insects, not only in the mandible, but also in the maxilla and labium. We may admit the existence, on each side, of a continous serie of anastomosis and of « ganglia » (directly related to appendices) from the labium to the mandible (or even, according to some authors, to the labral and antennal nerves).

12) The mandibular and maxillar stylets are coapted, on each side, forming a piercing sucker apparatus. The apex of the maxillar stylet is rounded in *Chrysopa* and *Osmylus*, it is sharp and has three recurrent teeth in Coniopterygidae. The alimentary canal, between the dorsal side of the maxillar stylet and the ventral side of the mandible, opens into the cibarial cavity. This cavity, worked by strong dilatator muscles, is closed in front by the joining of the tongue (Coniopterygidae) or of the prelabial area *(Chrysopa)* with the epipharynx. The cibarium opens into the pharynx. A small prepharynx exists in Coniopterygidae.

Source : MNHN, Paris

13) The mandibular stylet is worked by two antagonist groups of muscles. There is a tentorial adductor in *Chrysopa*, *Osmylus* and probably in *Myrmeleon*. The posterior articulation of the mandible is always very strong : the stylet is supported by the anterior extremity of the sclerotic subgenal area ; the anterior articulation with the circum-antennal pad is quite visible in *Osmylus*, but less in *Chrysopa* ; in the Coniopterygidae, there is no articular differentiation ; but, it is possible to situate this articulation near the end of the clypeo-genal suture.

14) The maxilla consists of : 1) a basal piece, subdivided and articulated with the subgena near the posterior tentorial pit and 2) a stylet. The musculature is in contradiction with a strictly lobal interpretation of the maxillar stylet : the presence of a tentorial musculature allows us to admit the existence of a coxal (stipital) region in the stylet. The larvae of Planipennia present two groups of cranial muscles of the stylet : one lateral (except in Coniopterygidae), the other, dorsal and medial. A comparative study shows that this muscular duality is also found in Mecoptera, Diptera, Trichoptera and Lepidoptera. The most probable of the various interpretations is that which admits the existence of a cranial muscle of the stipes (tergo-coxal muscle), the medial corresponding to the cranial flexor of the lacinia. The maxilla of the larvae of Planipennia is thus constituated : 1) a basal coxal piece, subdivided into a cardo and a stipital region ; 2) a stylet with in it a stipital region at its base (tentorial adductor and cranial muscle of the stipes) and a lobal region, lacinial (the arguments concerning the presence of the galea and of the palpus are not convincing).

15) The labium of the Coniopterygidae consists of a postlabial ventral plate and of a complicated prelabium (we admit the existence of a sternal precostal area between the labium — appendages of the labial segment — and the prothoracic sternite). The palpus has one article. There is a palpiger (tentorial musculature) ; the sclerotic « baguette » corresponds to the canal of the labial glands partly invaded by a premental invagination ; the tongue, between the stylets, is mixed : labial (lobes) and hypopharyngeal (a ventral opening of the labial glands has been also mentioned in the larva of *Panorpa*). The labium of the Coniopterygidae seems to be entirely different from those of the other Planipennia ; in fact, a seriation exists : the prementum is typical in *Chrysopa*, a medial longitudinal fold begins to form in *Osmylus*, the processus increases in *Myrmeleon* (crest) and in the Coniopterygidae the sclerotic "baguette" is free at the end.

16) The Coniopterygidae seem to be more evolved than the other Planipennia consequently to the reduction of the venation (cross-veins). This evolution is shown in the larvae by the absence of *nervus connectivus*, the partial fusion of the paracardiac nerves (the ventral position of the *corpus allatum* seems to be a primitive character but their fusion indicates an evolution), the incorporation of the clypeus to the cephalic capsule (and the presence of a clypeo-genal suture) and the structure of the

Source : MNHN, Paris

labium ; however, the labrum retains a typieal form. The systematic divisions of the Family are confirmed by the cephalic morphology of the larvae ; the Aleuropteryginae seem to be more evolved than the Coniopteryginae.

17) Althrough the "larval deviation" is important, the comparative anatomy, hy the similitude of the problems which it rises, confirms the relationships between the Nevropteroids and the Mecopteroids.

Source : MNHN, Paris

TABLEAUX

TABLEAU I

Anastomoses et « ganglions » (les flèches indiquent la présence des anastomoses)

	Auteur	Labre	Mandibule	Maxille	Labium
Coccides	Pesson, 1944	← →			
Mallophages *Myrsidea*	Buckup, 1959		MdG		LabG
Bovicola	Risler, 1951		MdG	renflement	LabG
Coléoptères *Dytiscus*	Holste, 1910, 1923		←	→ ←	→
Elatérides	Zacharuk, 1962	← →	gg.md	renflement	
Aphaniptères	Wenk, 1953		quelques noyaux	MxG	
Diptères *Holorusia*	Cook, 1949	← →	gg.md. ← →	gg.mx.	gg.lab.
Mécoptères	Heddergott, 1938		gg.md.		
Mégaloptères *Corydalis*	Hammar, 1908		gg.md.		
Planipennes *Osmylus*	Wundt, 1961		Gmd ← →	G6	
Conioptérygidés *Chrysopa*	*nobis*		ggMd ← →		

Source : MNHN, Paris

TABLEAU II

Musculature antennaire des Mégaloptères et Planipennes
(pour chaque muscle sont indiqués la notation de l'auteur et la région d'attache)
I : imago ; L : larve ; lev. : *levator* ; dep. : *depressor* ; rot. : *rotator* ; sc. : *scapi* ;
PT : prétentorium ; DT : supratentorium

	Muscles extrinséques					Muscles intrinsèques	
	nombre	notations et attaches				nombre	notations
Chauliodes I MAKI, 1936	3	4 DT	6 PT	5 PT		2	7-8
Corydalis I KELSEY, 1954	2	4a DT + PT			5a PT	2	7-8
Corydalis L KRAMER, 1955	3	24 DT	25 DT	26 DT		0	
Stalis I RÖBER, 1941	3	lev.sc. DT	rot.sc. PT		dep.sc. PT	2	lev.-dep.
Stalis L RÖBER, 1941	2	- crâne	- crâne			0	
Myrmeleon I KORN, 1943	2	lev. PT			dep. PT	2	lev.-dep.
Myrmeleon L KORN, 1943	1	lev. PT				0	
Chrysopa I MILLER, 1934	2	27 crâne			28 PT	4	29-30-31-32
Chrysopa L *nobis*	4	ad DT	av DT	pd DT	pv DT	1?	
Osmylus L WUNDT, 1961	4	38 DT	40 DT + PT	39 DT	41 PT	0	
Coniopterygidés *nobis* L	4	ad PT	av PT	pd PT	pv PT	0	

Source : MNHN, Paris

TABLEAU III

Système glandulaire mandibulo-maxillaire

	Glande médiane	Glande latérale	Glande « céphalique »	Communication lame dorsale gl. latérale	Position débouché gl. « céph. »
Coniopteryx	+	+	0	+	
Semidalis	+	+	+	non vue	entre Md et Mx
Conwentzia	+	+	+	?	entre Md et Mx
Aleuropteryx	+	diverticule +			?
Chrysopa	+	+	+	non vue	Mx
Myrmeleon	+	+	+	+	Mx
Osmylus	+	+	+	non vue	entre Md et Mx

Source : MNHN, Paris

TABLEAU IV

Musculature clypéo-labrale et pharyngienne (au sens large)

Muscles	Notation	*Coniopteryx*	*Semidalis*	*Conwentzia*	*Aleuropteryx*	*Chrysopa*	*Osmylus* Wundt, 1961	*Myrmeleon* Korn, 1943	*Sialis* Röber, 1941	*Corydalis* Kelsey, 1954	*Corydalis* Kramer, 1955	Snodgrass, 1935
Compresseur du labre	cplr	+	+	+	+	+	M22	?		1	cmlr	cplr
Dilatateur du cibarium	dlcb1	+	+	+	+	+	M24		m.labr	35		dlcb
	dlcb2	+	+	+	+	+	M25	dil. phar. 1 ?	1-2	36	cbm	
	dlcb3	+	+	+	+	+	M26					dlbc ?
Labral postérieur	mlrp	+	+	+	0	+	M23	Mt	Mt	3	Lmlr	mlrp
Labral antérieur		0	0	0	0	0	0	?	l.br fr	2	dmlr	mlra
Rétracteur angle oral	rao	+	+	+	+	+	M20	?	ret ang.o.	42	hphm	rao
Suspenseur latéral	slb	0	0	0	0	+	M28 M30 ?	?	?	43 44	ddph3?	
Dilatateur dorsal pharynglen	ddph1	+	+	+	+	+	M27	dil. phar. 2-3-4 ?	m. fronto ph. occ. ph. I II III	37	dphd1	1dlphy
	ddph2a	+	+	+	+	+	M29			38	dphd2	2dlphy
	ddph2b	+	+	0	+	+						
	ddph2c	+	0	0	+	+						
Dilatateur dors. ph. postcérébral	ddplp	0	0	0	0	+	M32	dil. phar. 5 ?		39 40 41	pphd 4-5 6-7	dlpphy

Source : MNHN, Paris

TABLEAU IV

Musculature clypéo-labrale et pharyngienne (au sens large)
(suite)

Muscles	Notation	*Coniopteryx*	*Semidalis*	*Conwentzia*	*Aleuropteryx*	*Chrysopa*	*Osmylus* Wundt, 1961	*Myrmeleon* Korn, 1943	*Sialis* Röber, 1941	*Corydalis* Kelsey, 1954	*Corydalis* Kramer, 1955	Snodgrass, 1935
Dilatateur ventral du cibarium	dvc	+	+	+	+	+	M21	re.pha.	?	45	vhphm	rhphy
Dilatateur ventral pharyngien	dvph1	+	+	+	+	+	M31	tt. phar. 1-5	gen. pariet. ph.	46	vhpd8	dil. ph. vent.
	dvph2	+	+	+	+	+	M33			47	vhpd9	
	dvph3	+	+	0	+	+			postgen ph.	48 49	vhpd10	
Semi-annulaire dorsal	sand1	+	+	+	+	0	0	?	?	0	figurés	
	sand2	+	+	+	+	0						
	sand3	+	+	+	0	+	M34			50		
Semi-annulaire ventral	sanv1	+	0	0	0	0	0	?	?	51	figurés	
	sanv2	0	+	+	+	0						

Source : MNHN, Paris

TABLEAU V

Musculature mandibulaire

Muscles	Notation	*Coniopteryx*	*Semidalis*	*Conwentzia*	*Aleuropteryx*	*Chrysopa*	*Osmylus* WUNDT, 1961	*Myrmeleon* KORN, 1943	*Sialis* RÖBER, 1941	*Corydalis* KELSEY, 1954	*Corydalis* KRAMER, 1955	SNODGRASS, 1935
Abducteur mandibulaire antérieur	abMda	+	+	+	+	+		abd.mdb p. 2 ?				
Abducteur mandibulaire	abMd1	+	+	+	+	+	M2	abd.mdb p. 1	abd mdb 1-2	9	mde	I
	abMd2	+	+	+	+	+		p. 2				
	abMd3	+	+	+	+	0		p. 3				
Adducteur mandibulaire	adMd1	+	+	+	+	+	M1	add.mbd p. 1	add mbd 1-2	10	mdf	J
	adMd2	+	+	+	+	+		p. 2				
	adMd3	+	+	+	+	+						
	adMd4	0	0	0	+	+						
Tentorio-mandibulaire	DTMd	0	0	0	0	+	M3ab	+	0	0	0	KL

Source : MNHN, Paris

TABLEAU VI

Musculature maxillaire

Muscles	Notation	*Coniopteryx*	*Semidalis*	*Conwentzia*	*Ateuropteryx*	*Chrysopa*	*Osmylus* WUNDT, 1961	*Myrmeleon* KORN, 1943	*Sialis* RÖBER, 1941	*Corydalis* KELSEY, 1954	*Corydalis* KRAMER, 1955	*Panorpa* BIERBRODT, 1943	SNODGRASS, 1935
Distal du stylet	styd	+	+	+	+	+	M9	+					
Proximal du stylet	styp	+	+	+	+	+	M8	?					
Prétentorial du stylet	PTsty	+	+	+	+	+	M6	+	add. stl.	15 ?	stm ?	add. sti.1?	KLt
Métatentorial du stylet	MTsty	+	+	+	+								
Stipital du stylet	ststy	0	0	0	0	+	M10	stip. max.	flsclac flgal	18-19 ?	gsm		flcs flga ?
Crânio-stipital	crast	0	0	0	+	+	M11?	+					
Crânien du stylet (dorso-médian)	crasty1	+	+	+	+	+	M11?	prom. max.	flcrlac	17 ?	scm ?	add. sti.2?	flcc?
	crasty2	+	+	+	+	+							
(latéral)	crasty3	0	0	0	+?	+	M7	rem. max.	?	?	?	prom. lac.	?
Prétentorio-stipital	PTsta	0	0	0	+	+	0	+	add. st.	15	stm ?	0	KLt
	PTst	+	+	+	+	+	M5	add. stip.					
Prétentorio-cardinal	PTcd	+	+	+	+	+	M4	add. cd.	add. cd.	13(16?) 12	letm metm		
Adducteur crânien cardo		0	0	0	0	0	0	0	ramx	11	ccm	0	I-J

Source : MNHN, Paris

TABLEAU VII

Musculature labiale

Muscles	Notation	*Coniopteryx*	*Semidalis*	*Conwentzia*	*Aleuropteryx*	*Chrysopa*	*Osmylus* Wundt, 1961	*Myrmeleon* Korn, 1943	*Sialis* Röber, 1941	*Corydalis* Kelsey, 1954	*Corydalis* Kramer, 1955	*Panorpa* Bierbrodt, 1943	Snodgrass, 1935
Hypopharyngien de la baguette	b1	+	+	0	+	0	M18	?	?	29	sdm	dil.spp	1s?
Salivaire ventral	2s	0	0	0	0	+	M19			30	cplb?	0	2s, 3s
Dorso-ventral	b2	+?	0	+	0	+	0	+	dors. vent.		0		2s ?
Rétracteur médian prément.		0	0	0	0	0	M15	?	retr. lab.	34	rst	0	rst
Prémento-tent. antérieur	prmtTa	+	+	+	+	0	M14	0	retr. prem. lat.	28	dlbm?	p.lab. (p.p.)	1adlb
Prémento-tent. postérieur	prmtTp	+	+	+	+	+	M13			26	vlbm		2adlb
Prémental dors.	prmtd	+	+	+	+	0				27	llbm?		2adlb?
Tentorial ant. baguette	b3	+	+	+	+	0	0		0	31	0	0	1adlb
Tentorial post. baguette	b5	+	+	+					transv. lab. ?				
Latéral de la baguette	b4	+	+	+	+	0	0	add. pa.lab.	0		ibpm	p.lab. (p.p.)	
Dépresseur du palpe	dplp	+	+			+	M16	dep. pa.lab.	0				dplp
Elevateur du palpe	lplp	+	+	+	+	+	0	lev. pa.lab.	lev. palp.lab				lplp
Ligament	lgm	+	+	+	+	+	M17 b	+	transv. lab. ?	?	?	0	

Source : MNHN, Paris

PLANCHES I à III

Coniopteryx pygmaea End.

Coupes transversales de la tête de la larve de l'avant (A) vers l'arrière (F) (toutes les coupes sont à la même échelle) :

A. — En avant du niveau des antennes (le débouché des canaux alimentaires dans la cavité cibariale est visible);

B. — Au niveau des antennes et des prétentorinas ;

C. — Au niveau des organes hypopharyngiens et au début du repli prélabial ;

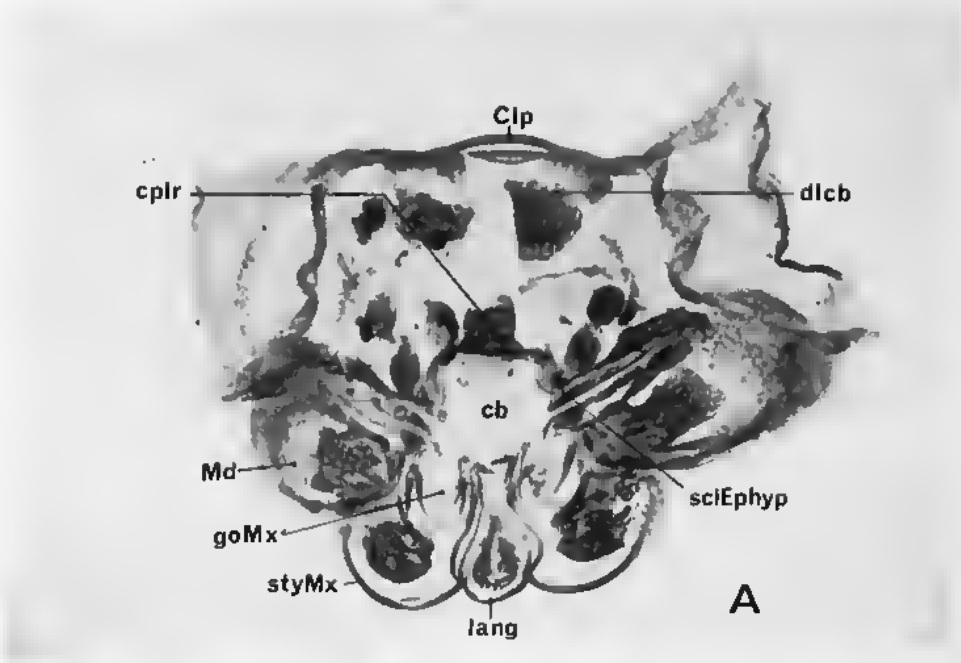
D. — Au niveau du ligament *(lgm)* ;

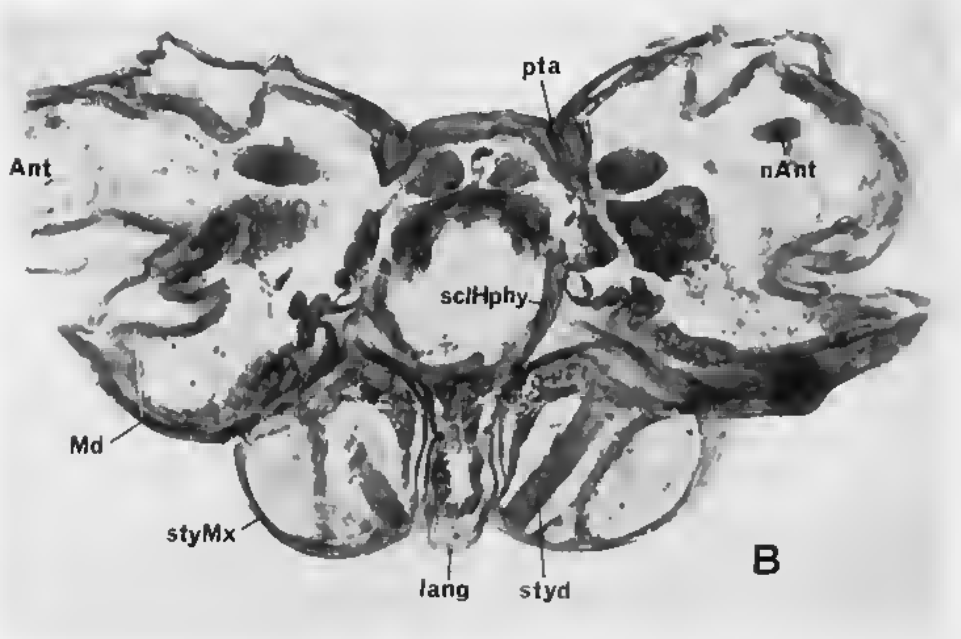
E. — Au niveau des palpigers *(Plg)* ;

F. — En arrière du niveau des ommatidies.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

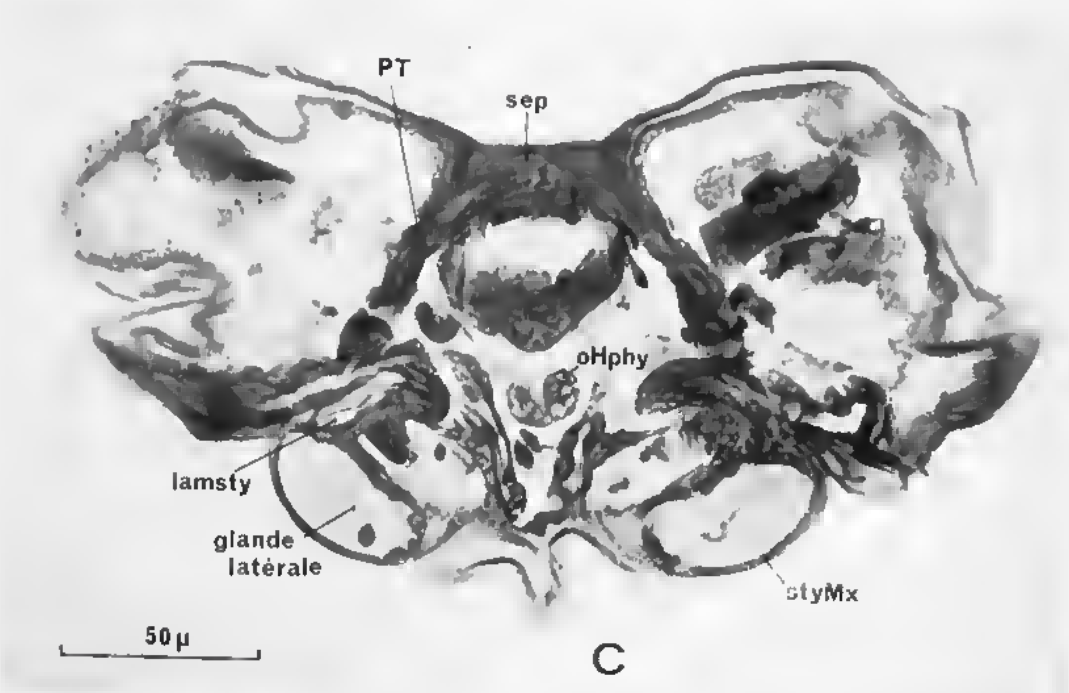


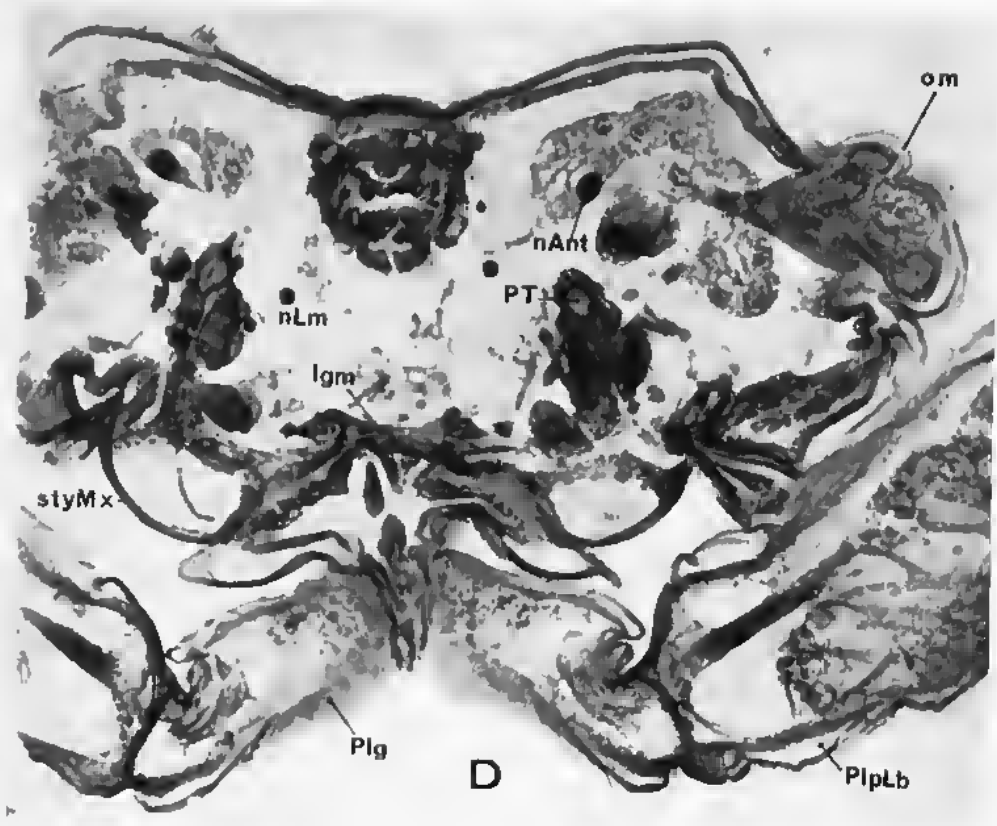


CONIOPTERYX PYGMAEA END.

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

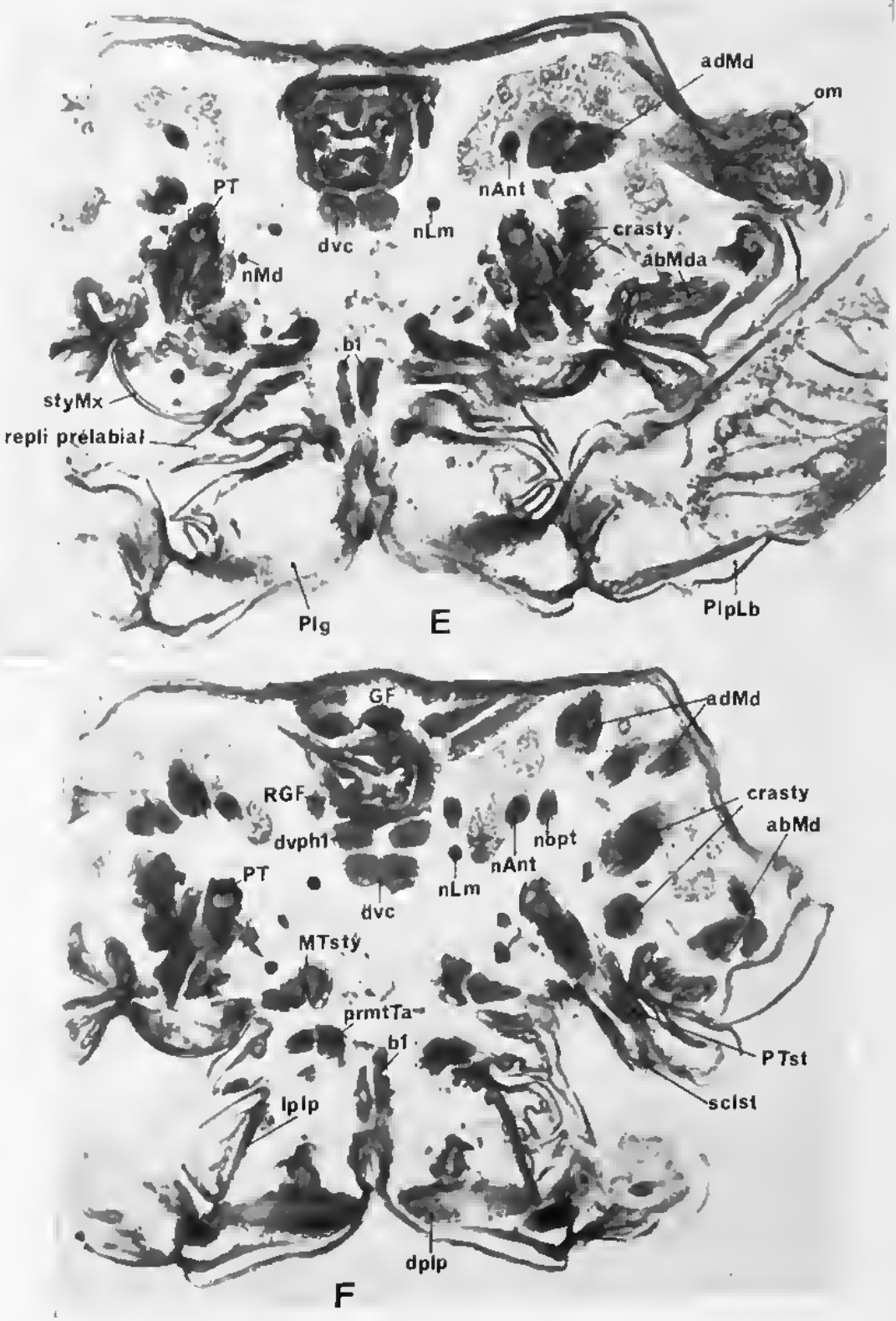
Source : MNHN, Paris





CONIOPTERYX PYGMAEA END.

Source : MNHN, Paris



CONIOPTERYX PYGMAEA END.

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

AUTEURS CITÉS

Acker (T. S.), 1958. — The comparative Morphology of *Stenorrhachus walkeri* (Mc Lachl.) and of Nemopterella sp. (Nevropt. : *Nemopteridae*). *Microentomology*, **23** (3) : 106-130.

Albrecht (F. O.), 1953. — The anatomy of the migratory locust. *Univ. London Press*, 118 p.

Applegarth (A.), — The larva of *Aplerobiltaeus aplerus* Mc Lachl. *(Mecoplera : Panorpidae). Microentomology*, **4** (4) : 109-120.

Badonnel (A.), 1934. — Recherches sur l'anatomie des Psoques. *Bull. biol. Fr. Belg.*, suppl. **18** : 1-241.

Baldus (K.), 1924. — Untersuchungen über Bau und Funktion des Gehirnes der Larve und Imago von Libellen. *Z. wiss. Zool.*, **121** : 557-620.

Berland (L.) et Grassé (P.-P.), 1951. — Super-ordre des Névroptéroïdes, *In : Traité de Zoologie, Paris*, **10** (1) : 3-69.

Berlese (A.), 1909. — Gli Insetti. *Milano*, vol. I, 1004 p.

Bierbrodt (E.), 1943. — Der Larvenkopf von *Panorpa communis* L. und seine Verwandlung, mit besonderer Berücksichtigung des Gehirns und der Augen. *Zool. Jb. (Anat.)*, **68** (1) : 49-134.

Bitsch (J.), 1952. — Recherches anatomiques sur le labium des Diploures (Insectes Aptérygotes). *Publ. Univ. Dijon*, 9 (N.S.) : 7-26.

Bitsch (J.), 1963. — Morphologie céphalique des Machilides *(Insecta : Thysanura). Annls Sci. nat. (Zool.), Paris*, 12e série, **5** (3-4) : 501-706.

Börner (C.), 1909. — Neue Homologien zwischen Crustaceen und Hexapoden. Die Beissmandibel der Insekten und ihre phylogenetische Bedeutung. *Zool. Anz.*, **34** : 100-125.

Buckup (L.), 1959. — Der Kopf von *Myrsidea cornicis* (de Geer). *Zool. Jb. (Anat.)*, **77** (3) : 241-288.

Cazal (P.), 1948. — Les glandes endocrines rétrocérébrales des Insectes (étude morphologique). *Bull. biol. Fr. Belg.*, suppl. **32** : 1-227.

Chaudonneret (J.), 1948. — Le labium des Thysanoures. *Annls Sci. nat. (Zool.), Paris*, (11) **10** : 1-27.

Chaudonneret (J.), 1950. — La morphologie céphalique de *Thermobia domestica* (Packard) (Insecte Aptérygote Thysanoure). *Ibid.*, (11) **12** : 145-302.

Chaudonneret (J.), 1956. — A propos de l'origine embryonnaire du crâne des insectes. *Bull. Soc. ent. Fr.*, **61** : 17-18.

Collyer (E.), 1951. — The separation of *Conwentzia pineticola* End. from *Conwentzia psociformis* (Curt.) and notes on their biology. *Bull. ent. Res., London*, **42** : 555-564.

Comstock (J. H.) et Kochi (C.), 1902. — The skeleton of the head of Insects. *Am. Nat., Lancaster*, **36** : 13-45.

Cook (E. F.), 1944. — The morphology of the larval heads of certains *Culicidae. Microentomology*, **9** (2) : 38-68.

Cook (E. F.), 1949. — The evolution of the head in the larvae of Diptera. *Ibid.*, **14** (1) : 1-57.

Crampton (G. C.), 1921. — The sclerites of the head, and the mouthparts of certain immature and adult Insects. *Ann. ent. Soc. Am.*, **14** (2) : 65-103.

Crampton (G. C.), 1923. — A phylogenetic comparison of the maxillae throughout the orders of Insects. *Jl N. Y. ent. Soc.*, **31** (2) : 77-107.

Crampton (G. C.), 1925. — A phyiogenetic study of the labium of Holometabolous Insects with particular reference to the Diptera. *Proc. ent. Soc. Wash.*, **27** : 68-91.

Das (G. M.), 1937. — The musculature of the mouthparts of insect larvae. *Q. Jl microsc. Sci., London*, (N.S.), **80** : 39-80.

Denis (J. R.), 1928. — Etudes sur l'anatomie de la tête de quelques Collemboles. *Archs Zool. exp. gén.*, **68** (1) : 1-291.

Denis (J. R.), 1963. — Compléments et corrections au volume VIII du Traité de P.-P. Grassé. N° 3. Névroptères Planipennes. *Trav. Lab. Zool. Fac. Sci. Dijon*, **47** : 21-48.

Eassa (Y. E. E.), 1963. — The musculature of the head appendages and the cephalic stomodeum of *Pieris brassicae (Lepidoptera : Pieridae). Ann. ent. Soc. Am.*, **56** (4) : 500-510.

Emden (F. van), 1932. — Die Megalopterenlarven der deutschen Limnologischen Sunda Expedition. Ein Beitrag zur Systematik der Neuropteren Larven. *Arch. Hydrobiol., Stuttgart*, suppl. **9** : 47-58.

Ewen (A. B.), 1962. — The cephalic nervous system of *Adelphocoris lineolatus* (Goeze) *(Hemiptera : Miridae). Can. J. Zool.*, **40** : 1187-1193.

Source : MNHN, Paris

FÉLIX (M.), 1962. — Recherches sur l'anatomie céphalique d'une larve de *Dixa (Paradixa* (Diptères Nématocères). *Trav. Lab. Zool. Fac. Sci. Dijon*, **43**: 1-40.
FERRIS (G. F.), 1940. — The morphology of *Plega signata* (Hagen) *(Neuroptera : Mantispidae). Microentomology*, **5** (2) : 33-56.
FERRIS (G. F.), 1942. — Some observations on the head of Insects. *Ibid.*, **7** (2) : 25-62.
FERRIS (G. F.), 1950. — A reply to criticism. *Ibid.*, **15** (4) : 126-128.
FOTIUS-JABOULET (M. C.), 1961. — Squelette et musculature céphaliques de la larve de *Drusus trifidus* Mc Lachlan *(Trichoptera). Trav. Lab. Zool. Fac. Sci. Dijon*, **40** : 1-40.
FRANÇOIS (J.), 1959. — Squelette et musculature céphaliques d'*Accrentomon propinquum* (Condé) (Ins. Protoures). *Ibid.*, **29** : 1-57.
FROELICH (C. G.), 1964. — The feeding apparatus of the nymph of *Arthroplea congener* Bengtsson *(Ephemeroptera). Opusc. ent., Lund*, **29** : 188-208.
GALLIEN (L.), 1958. — Problèmes et concepts de l'embryologie expérimentale. Gallimard, Paris, 586 p.
GAUMONT (J.), 1965. — L'appareil digestif de la larve d'un Planipenne associé aux éponges d'eau douce : *Sisyra fuscata. Annls Soc. ent. Fr.*, (N.S.), **1** (2) : 335-357.
GENAY (A.), 1953. — Contribution à l'étude des Névroptères de Bourgogne. *Trav. Lab. Zool. Fac. Sci. Dijon*, **3** : 1-30.
GURNEY (A. B.), 1947. — Notes on *Dilaridae* and *Berothidae* with special references on the immature stages of nearctic genera *(Neuroptera). Psyche, Cambridge*, **54** (3) : 145-162.
HAGET (A.), 1950. — Mise en évidence d'une induction exercée par l'ectoderme sur le mésoderme dans la morphogenèse embryonnaire de *Leptinotarsa* (Insecte Coléoptère). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **230** : 1788-1790.
HAGET (A.), 1955. — Expériences permettant de fixer avec certitude l'origine embryonnaire du crâne chez le Coléoptère *Leptinotarsa*. Ibid., **241** : 772-773.
HAMMAR (A. G.), 1908. — On the nervous system of the larva of *Corydalus cornuta* L. *Ann. ent. Soc. Am.*, **1** : 105-127.
HANDLIRSCH (A.) et BEIER (M.). 1936. — *Neuroptera, in : Handb. der Zool., Kükenthal*, **4** (2), Insecta 2 : 1414-1466.
HANNEMANN (H. J.), 1956. — Die Kopfmuskulatur von *Micropteryx calthella* (L.) *(Lepidoptera)*. Morphologie und Funktion. *Zool. Jb. (Anat.)*, **75** (1) : 177-206.
HEDDERGOTT (H.), 1938. — Kopf und Vorderdarm von *Panorpa communis* L. *Ibid.*, **65** (2) : 229-294.
HEYMONS (R.), 1895. — Die Embryonalentwicklung von Dermapteren und Orthopteren unter besonderer Berücksichtigung der Keimblätterbildung. G. Fischer, Jena, 136 p.
HEYMONS (R.), 1901. — Die Entwicklungsgeschichte der Scolopender. *Zoologica, Stuttgart*, **13** : 1-244.
HINTON (H. E.), 1958. — The phylogeny of the panorpoid orders. *A. Rev. Ent.*, **3** : 181-206.
HOFFMANN (R. W.), 1908. — Über die Morphologie und die Funktion der Kauwerkzeuge und über das Kopfnervensystem von *Tomocerus plumbeus* L. *Z. wiss. Zool.*, **89** (4) : 598-689.
HOLMGREN (N.), 1909. — Termitenstudien. I. Anatomische Untersuchungen. *K. svenska Vetensk-Akad. Handl.*, **44** (3) : 1-215.
HOLSTE (G.), 1910. — Das Nervensystem von *Dytiscus marginalis* L. *Z. wiss. Zool.*, **96** : 419-476.
HOLSTE (G.), 1923. — Das Gehirn von *Dytiscus marginalis* L. *Ibid.*, **120** : 251-280.
HOYT (C. P.), 1952. — The evolution of the mouthparts of adult Diptera. *Microentomology*, **17** (3) : 61-125.
IMMS (A. D.), 1944. — On the constitution of the maxillae and labium in Mecoptera and Diptera. *Q. Jl microsc. Sci.*, **85** : 73-96.
ISSIKI (S.), 1933. — Morphological studies on the *Panorpidae* of Japan. *Jap. J. Zool.*, **4** : 315-416.
JAWLOWSKI (H.), 1948. — Studies on the insect brain. *Annl. Univ. Mariae Curie-Sklodowska*, (C) Biol., **3** : 1-37.
JURBERG (J.), 1963. — Contribuiçao parao estado da morfologia de *Myrmeleon januarius* (Navas, 1916) *(Neuroptera : Myrmeleonidae). Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, **61** (1) : 165-176.
KELSEY (L. P.), 1954. — The skeleto-motor mechanism of the Dobson fly, *Corydalus cornulus*. I. Head and Prothorax. *Mem. Cornell Univ. agric. Exp. Stn, Ithaca*, **334** : 1-51.
KILLINGTON (F. J.), 1937. — A Monograph of the British Neuroptera. Ray Society, London, vol. I (1936) : 269 p. ; vol. II (1937), 306 p.
KORN (W.), 1943. — Die Muskulatur des Kopfes und des Thorax von *Myrmeleon europaeus* und ihre Metamorphose. *Zool. Jb. (Anat.)*, **68** : 273-330.
KRAMER (S.), 1955. — The musculature of the head of the *Corydalis* larva *(Neuroptera). J. Morph.*, **96** : 1-30.
KÜHNLE (K. F.), 1913. — Das Gehirn, die Kopfnerven und die Kopfdrüsen der gemeinen Ohrwürmes *(Forficula auricularia). Jena. Z. Naturw.*, **50** : 147-276.
LACROIX (J.), 1921. — Description sommaire de la larve de *Chrysopa viridana* Schneid. *Bull. Soc. ent. Fr.*, **12** : 182-184.

Source : MNHN, Paris

LACROIX (J.), 1923. — *Coniopterygidae. Soc. Etud. Sci. nat. Elbeuf*, 32 p.
LE FAUCHEUX (M.), 1959. — Morphologie du système nerveux central de la larve d'*Euroleon nostras* Fourc. (Névroptères). *Bull. Soc. scient. Bretagne*, **34** (1-2) : 45-53.
LOZINSKI (P.), 1908. — Beitrag zur Anatomie und Histologie der Mundwerkzeuge der Myrmeleonliden larven. *Zool. Anz.*, **33** : 473-484.
MAKI (T.), 1936. — Studies of the skeletal structure, musculature and nervous system of the Alder-fly *Chauliodes formosanus* Petersen. *Mem. Fac. Sci. Agric. Taihoku Imp. Univ.*, **16** (3) : 117-249.
MANTON (S. M.), 1949. — Studies on the Onychophora. VII. The early embryonic stages of *Peripatopsis* and some general considerations concerning the morphology and phylogeny of the Arthropods. *Phil. Trans. R. Soc., London*, (B), **233** : 485-580.
MANTON (S. M.), 1960. — Concerning head development in the Arthropods. *Biol. Rev.*, **35** : 265-282.
MATSUDA (R.), 1965. — Morphology and evolution of the Insect head. *Mem. Am. ent. Inst.*, **4** : 1-334.
MEINERT (F.), 1890. — Contribution à l'anatomie des Fourmilions. *Overs. K. danske Vidensk. Selsk. Forh., Kjøbenhavn* (1889-1890) : 43-66.
MILLER (F. W.), 1934. — Musculature of the Lacewing *(Chrysopa plorabunda) (Neuroptera). J. Morph.*, **55** : 29-47.
NESBITT (H. H. J.), 1941. — A comparative morphological study of the nervous system of the Orthoptera and related orders. *Ann. ent. Soc. Am.*, **34** (1) : 51-81.
NESBITT (H. H. J.), 1958. — Contribution to the anatomy of the *Gryllobiatta campodeiformis* Walker. 6. The nervous system. *Proc. 10 th. Int. Congr. Ent.* (1956), **1** : 525-529.
NÜESCH (H.), 1957. — Uber die Bedcutung des Nervensystem für die Entwicklung anderer Organe. *Verh. naturf. Ges. Basel*, **68** (2) : 194-216.
ORLOV (J.), 1924. — Die Innervation des Darmes der Insekten (Larven von Lamellicorniern). *Z. wiss. Zool.*, **122** (3-4) : 425-502.
PERRAUDIN (J.), 1961. — Recherches sur l'anatomie céphalique des larves de Biblonides et de Lycorides *(Diptera : Nematocera). Trav. Lab. Zool. Fac. Sci. Dijon*, **41** : 1-47.
PESSON (P.), 1944. — Contribution à l'étude morphologique et fonctionnelle de la tête, de l'appareil buccal et du tube digestif des femelles de Coccides. *Monographie Stn Lab. Rech. Agron., Paris*, 266 p.
PRINCIPI (M. M.), 1940. — Contributi allo studio dei Neurotteri italiani. I. *Chrysopa septempunctata* Wesm. e *C. flavifrons* Brauer. *Boll. Ist. Ent. Univ. Bologna*, **12** : 63-144.
PRINCIPI (M. M.), 1943. — *Ibid.* II. *Myrmeleon inconspieuus* Ramb. ed *Euroleon nostras* Fourcroy. *Ibid.*, **14** : 131-192.
PRINCIPI (M. M.), 1947 *a*. — *Ibid.* V. Cicerche su *Chrysopa formosa* Brauer e su alcuni suoi parasiti. *Ibid.*, **16** : 134-175.
PRINCIPI (M. M.), 1947 *b*. — *Ibid.* VI. *Synctisis baetica* Ramb. *(Myrmeleonidae Acanthaclisini). Ibid.*, **16** : 234-253.
PRINCIPI (M. M.), 1954. — *Ibid.* XI. *Chrysopa viridana* Schn. *Ibid.*, **20** : 359-376.
PRINCIPI (M. M.), 1956. — *Ibid.* XIII. Studio morfologico, etologico e sistematico di un gruppo omogeneo di specie del gen. *Chrysopa* Leach (*C. flavifrons* Brauer, *prasina* Burm. e *elathrata* Schn.). *Ibid.*, **21** : 319-410.
RANDRIAMAMONJY (F.), 1963. — Squelette et musculature céphaliques de la larve de *Phthorimaea heliopa* Low. *(Gelechidae, Lepidoptera). Trav. Lab. Zool. Fac. Sci. Dijon*, **51** : 1-76.
RISLER (H.), 1951. — Der Kopf von *Bovicola caprae* (Gurlt) *(Mallophaga). Zool. Jb. (Anat.)*, **71** (3) : 325-374.
RÖBER (H.), 1941. — Morphologie des Kopfes und des Vorderdarmes der Larve und Imago von *Sialis flavilatera. Ibid.*, **67** : 61-118.
ROUSSET (A.), 1956. — Sur l'anatomie céphalique des larves de *Coniopterygidae* (Nevropteres Planipennes). Les stylets et leur musculature. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **243** : 869-872.
ROUSSET (A.), 1960. — Contribution à la Faune de France des Névroptères. *Trav. Lab. Zool. Fac. Sci. Dijon*, **35** : 23-35.
SAFFRÉ (G.), 1957. — Le tentorium de la larve du troisième stade d'*Acanthaclisis (Synctisis) baetica* Ramb. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **82** (1) : 28-37.
SAFFRÉ-GAUDIN (G.), 1959. — Le tentorium de l'adulte d'*Acanthaclisis (Synctisis) baetica. Bull. Soc. scient. Bretagne*, **34** (1-2) : 55-61.
SCHMITT (J. B.), 1962. — The comparative anatomy of the insect nervous system. *A. Rev. Ent.*, **7** : 137-156.
SNODGRASS (R. E.), 1928. — Morphology and evolution of the Insect head and its appendages. *Smithson. misc. Coltns.*, **81** (3) : 1-158.
SNODGRASS (R. E.), 1935. — Principle of insect morphology. McGraw-Hill, New York and London, 667 p.
SNODGRASS (R. E.), 1944. — The feeding apparatus of biting and sucking insects affecting man and animals. *Smithson. misc. Coltns.*, **104** (7) : 1-113.
SNODGRASS (R. E.), 1947. — The Insect cranium and the « epicranial suture ». *Ibid.*, **107** (7) : 1-52.

Source : MNHN, Paris

SUNDERMEIER (W.), 1940. — Der Hauptanzer des Kopfes und des Thorax von *Myrmeleon europaeus* und seine Metamorphose. *Zool. Jb. (Anat.)*, **66** : 291-348.
TILLYARD (R. J.), 1923. — The life-history of the australian Mouth Lacewing *Ithone fusca* Newmann (Order Planipennia Neuroptera). *Bull. ent. Res.*, **13** : 205-223.
TJEDER (B.), 1959. — Neuroptera-Planipennia. The lace-wing of Southern Africa. 2. Family *Berothidae*. *S. Afr. Anim. Life, Res. Lund Univ. Exped.* (1950-1951), **6** : 256-314.
TOSCHI (C. A.), 1964. — Observation on *Lomamyia latipennis* with a description of the first instar larva. *Pan-Pacif. Ent.*, **40** (1) : 21-26.
TSACAS (L.), 1962. — Recherches sur la structure et le fonctionnement de la tête et des pièces buccales larvaires des Rhagionides (Diptères). *Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris* (N.S.), A, Zoologie, **27** (2) : 149-235.
VERHOEFF (K. W.), 1905. — Über vergleichende Morphologie des Kopfes niederer Insekten mit besonderer Berücksichtigung der Dermapteren und Thysanuren. *Nova Acta Abh. K. L. deutsch. Akad. naturf., Halle*, **84** (1).
WEBER (H.), 1933. — Lehrbuch der Entomologie. Jena, 726 p.
WEBER (H.), 1952. — Morphologie, Histologie und Entwicklungsgeschichte der Arthropoden. *Fortschr. Zool.*, **9** (1945-1950) : 18-231.
WEBER (H.), 1954. — Grundriss der Insektenkunde. G. Fischer, Stuttgart, 3e ed., 428 p.
WENK (P.), 1953. — Der Kopf von *Ctenocephalus canis* (Curt.). *Zool. Jb. (Anat.)*, **73** (1) : 104-164.
WILLEY (R. B.), 1961. — The morphology of the stomodeal nervous system in *Periplaneta americana* (L.) and other blattaria. *J. Morph.*, **108** (2) : 219-261.
WITHYCOMBE (C. L.), 1924. — Some aspects of the biology and morphology of the Neuroptera with special reference to the immature stage and their possible phylogenetic significance. *Trans. ent. Soc. London*, (1924-1925) (3-4) : 303-411.
WUNDT (H.), 1961. — Der Kopf der Larve von *Osmylus chrysops* L. (Neuroptera Planipennia). *Zool. Jb. (Anat.)*, **79** (4) : 557-662.
ZACHARUK (R. Y.), 1962. — Sense organs of the head of larvae of some *Elateridae* (Coleoptera). Their distribution, structure and innervation. *J. Morph.*, **111** (1) : 1-34.
ZAWANZIN (A.), 1924. — Zur Morphologie der Nervenzentren. Das Bauchmark der Insekten. Ein Beitrag zur vergleichenden Histologie (Histologische Studien über Insekten. VI). *Z. wiss. Zool.*, **122** : 323-424.
ZELENY (J.), 1961. — Differentiation of *Conwentzia psociformis* Curt. from *Conwentzia pineticola* End. (Neuroptera). *Cas. csl. Spol. ent.*, **58** (4) : 380-383.

Source : MNHN, Paris

TABLE DES MATIÈRES

Introduction 2

Matériel. — Techniques. — Terminologie 3
Abréviations et symboles 4

PREMIÈRE PARTIE

DESCRIPTIONS

Chapitre I. — **La larve de Coniopteryx pygmaea End.** 8

A. — La capsule céphalique 9
1) Les aires et les sutures 9
2) Chétotaxie 12
3) Tentorium 12

B. — L'antenne 14
Musculature et innervation 14

C. — Cavité cibariale et pharynx 15
1) Éléments squelettiques 15
2) Musculature 17
a) *Musculature clypéo-labrale :* 17. — b) *Musculature pharyngienne* (s.l.) : 17.

D. — Les stylets 19
1) La coaptation des stylets 19
2) La mandibule 20
a) *Éléments squelettiques :* 20. — b) *Musculature :* 22. — c) *Innervation :* 22.
3) La maxille 22
a) *Éléments squelettiques :* 22. — b) *Musculature :* 23. — c) *Innervation :* 25. — d) *Système glandulaire :* 25.

E. — Le labium 26
1) Éléments squelettiques 26
2) Musculature 27
3) Innervation 28

F. — Le système nerveux 29
1) Le cerveau 29
2) Le système du ganglion frontal 30
3) Le complexe hypocérébral 32
4) La masse sous-œsophagienne 32

G. — Le système trachéen 33

Chapitre II. — **La larve de Semidalis aleurodiformis (Stephens)** 34

A. — La capsule céphalique 35
1) Les aires et les sutures 35
2) Le tentorium 39

Source : MNHN, Paris

B. — L'antenne 39
Musculature et innervation 39
C. — Cavité cibariale et pharynx 40
1) Éléments squelettiques 40
2) Musculature 40
a) *Musculature clypéo-labrale :* 40. — b) *Musculature pharyngienne* (s.l.) : 41.
D. — Les stylets 42
1) La mandibule 42
a) *Éléments squelettiques :* 42. — b) *Musculature :* 43. — c) *Innervation :* 44.
2) La maxille 44
a) *Éléments squelettiques :* 44. — b) *Musculature :* 46. — c) *Innervation :* 46. — d) *Système glandulaire :* 47.
E. — Le labium 47
1) Éléments squelettiques 47
2) Musculature 48
3) Innervation 49
F. — Le système nerveux 49
1) Le cerveau 50
2) Système du ganglion frontal et nerf labral 50
3) La masse sous-œsophagienne 51
4) Le complexe hypocérébral 51

Chapitre III. — **La larve de Conwentzia psociformis (Curtis)** 53

A. — La capsule céphalique 54
1) Les aires et les sutures 54
2) Le tentorium 58
B. — L'antenne 58
Musculature et innervation 59
C. — La cavité cibariale et le pharynx 59
1) La cavité cibariale et sa musculature 59
2) Le pharynx et sa musculature 59
Musculature dorsale — musculature ventrale ... 60
D. — Les stylets 60
1) La mandibule 60
a) *Éléments squelettiques :* 60. — b) *Musculature :* 61. — c) *Innervation :* 62.
2) La maxille 62
a) *Éléments squelettiques :* 62. — b) *Musculature :* 64. — c) *Innervation :* 64. — d) *Système glandulaire :* 65.
E. — Le labium 65
1) Éléments squelettiques 65
2) Musculature 66
3) Innervation 67
F. — Le système nerveux 68
1) Nerfs issus du cerveau 68
2) Système du ganglion frontal 68
3) La masse sous-œsophagienne 70
4) Le complexe hypocérébral 70

Source : MNHN, Paris

Chapitre IV. — **La larve d'Aleuropteryx loewi Klapalek** 71

A. — La capsule céphalique 72
1) Les aires et les sutures 72
2) Le tentorium 74

B. — L'antenne 75
Musculature et innervation 75

C. — La cavité cibariale et le pharynx 76
1) Éléments squelettiques 76
Hypopharynx : 78.
2) Musculature 78
a) *Musculature clypéo-labrale* : 78. — b) *Musculature dorsale* : 79. — c) *Musculature ventrale* : 79. — d) *Musculature semi-annulaire et annulaire* : 79.

D. — Les stylets 80
1) La mandibule 80
a) *Éléments squelettiques* : 80. — b) *Musculature* : 81. — c) *Innervation* : 81.
2) La maxille 82
a) *Éléments squelettiques* : 82. — b) *Musculature* : 82. — c) *Innervation*: 84. — d) *Système glandulaire* : 85.

E. — Le labium 85
1) Éléments squelettiques 85
La languette : 88
2) Musculature 88
3) Innervation 89

F. — Le système nerveux 89
1) Le cerveau et la masse sous-œsophagienne 89
2) Le système du ganglion frontal 91
3) Le complexe hypocérébral 91

Chapitre V. — **La larve de Chrysopa** 93

A. — La capsule céphalique 93
1) Les aires et les sutures 94
2) Le tentorium 97
a) *Tentorium antérieur* : 97. — b) *Tentorium postérieur* : 97. — c) *Région métatentorinale* : 97. — d) *Corps tentorial* : 98.

B. — L'antenne 98
Musculature et innervation 98

C. — La cavité cibariale et le pharynx 99
1) Éléments squelettiques 99
a) *Épipharynx* : 99. — b) *Repli prétabial et hypopharynx* : 99. — c) *Velum* : 101.
2) Musculature 103
a) *Musculature clypéo-labrale* : 103. — b) *Musculature dorsale rétroganglionnaire* : 105. — c) *Musculature ventrale* : 105. — d) *Musculature annulaire, semi-annulaire et longitudinale* : 105

D. — Les stylets 106
1) La mandibule 106
a) *Éléments squelettiques*: 106. — b) *Musculature*: 106. — c) *Innervation*: 107.

Source : MNHN, Paris

2) La maxille 109
a) *Éléments squelettiques:* 109. — b) *Musculature:* 109. — c) *Innervation :* 110. — d) *Système glandulaire (glandes internes du stylet — glande «céphalique») :* 111

E. — LE LABIUM 111
1) Éléments squelettiques 111
2) Musculature 112
3) Innervation 113

F. — LE SYSTÈME NERVEUX 114
1) Cerveau 114
2) Masse sous-œsophagienne 114
3) Ganglion frontal et système clypéo-labral 116
4) Le complexe hypocérébral 116

DEUXIÈME PARTIE

DISCUSSION ET INTERPRÉTATIONS

Chapitre I. — **La capsule céphalique. — Les aires et les sutures. — Le squelette interne** 122

A. — LABRE — CLYPÉUS — FRONT 122
Le paraclypéus et l'incorporation du clypéus à la capsule céphalique 122

B. — AIRE ANTENNAIRE 127
Contrefort postantennaire 128

C. — AIRE OCULAIRE 129

D. — AIRES POSTÉRIEURES ET VENTRO-LATÉRALES 129
1) Le phragme occipito-postoccipital 129
2) Le postocciput 130
3) La question des nerfs jugulaires et l'interprétation des régions postérieures de la tête 131

E. — LE TENTORIUM. — LES FORMATIONS ENDOSQUELETTIQUES 133
1) Forme générale du tentorium 133
2) Le tentorium antérieur ou prétentorium 134
3) Le tentorium postérieur ou métatentorium. — Le corps tentorial. — Métatentorinas 135

F. — LE PROGNATHISME ET L'ÉVOLUTION DE LA CAPSULE CÉPHALIQUE CHEZ LES LARVES DE PLANIPENNES 136

Chapitre II. — **Le système nerveux** 139

A. — LE SYSTÈME DU GANGLION FRONTAL 139
Relations entre le système péristomodéal et les centres nerveux 142
La commissure sous-œsophagienne 143

B. — LE COMPLEXE HYPOCÉRÉBRAL 144

C. — LE SYSTÈME NERVEUX MANDIBULO-MAXILLAIRE 144

D. — L'INNERVATION LABIALE 147

Source : MNHN, Paris

Chapitre III. — **L'antenne** 149

Musculature. — Innervation. — Les articles de l'antenne 149

Chapitre IV. — **La mandibule** 151

Chapitre V. — **Le système glandulaire mandibulo-maxillaire** 152

a) La glande médiane du stylet maxillaire et le canal interne du stylet 152
b) La glande latérale du stylet maxillaire 152
c) La glande « céphalique ». — Cas d'*Aleuropteryx* 153

Chapitre VI. — **La maxille** 154

A. — Les données anatomiques chez les larves de Planipennes. — Les hypothèses 154

B. — Aperçu de la musculature maxillaire des Insectes en général 156
1) Aptérygotes 157
2) Ptérygotes 158

C. — Interprétation 162

Chapitre VII. — **Le labium** 165

A. — Généralités 165

B. — Le labium des larves de Planipennes 166
1) Valeur de l'article basal 167
2) Valeur de la baguette 168
3) La languette 171
4) Limite postérieure du labium 171

Conclusions et résumé 173

Conclusions and abstract 176

Tableaux 181

Planches 189

Auteurs cités 191

Printed in France Achevé d'imprimer le 13 septembre 1966

Pierre André imp., 3, Rue Leverrier, Paris 6e
Dépôt légal : 3e Trimestre 1966

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris